А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 56

8

АВГУСТ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1971

XXIV СЪЕЗД КПСС И СОВЕТСКАЯ БОТАНИКА

В Директивах XXIV съезда КПСС по пятилетнему плану развития народного хозяйства СССР на 1971—1975 годы указано, что главная задача предстоящей пятилетки состоит в том, чтобы «обеспечить значительный подъем материального и культурного уровня жизни народа на основе высоких темпов развития социалистического производства, повышения его эффективности, научно-технического прогресса и ускорения роста производительности труда».

Курс Коммунистической партии на повышение благосостояния народа определяет главную экономическую задачу девятой пятилетки, общую ориентацию хозяйственного развития страны на длительную перспективу.

Выполнение этих основных положений явится крупнейшим шагом нашей страны на пути к коммунизму.

В работах съезда подчеркивается, что одним из главных факторов успешного решения задач коммунистического строительства является развитие советской науки. Общий масштаб научных исследований в СССР уже сейчас колоссален — в минувшей пятилетке общегосударственные расходы на науку определились цифрой в 41 миллиард рублей.

Но кому много дано, с того много и спросится. Дальнейшее развитие науки в соответствии с перспективой развития всего нашего государства требует от каждого научного работника максимальной интенсификации его труда, подлинно научной его организации.

Требуется расширение всего фронта научных работ, разработка и усовершенствование методов исследований, расширение материальной базы, оснащение научных учреждений, лабораторий и станций первоклассным оборудованием на уровне лучших мировых стандартов.

Все большее значение будут получать общественные аспекты научной работы — общение ученых, объединяющихся в научные общества, взаимная информация на научных конгрессах, съездах и симпозиумах.

В общем русле отечественной науки перед советской ботаникой стоят свои большие задачи, намеченные в минувшем 1969 году на IV Делегатском съезде Всесоюзного ботанического общества. Они достаточно подробно рассмотрены в опубликованных материалах ботанического съезда, в частности в докладе президента ботанического общества Е. М. Лавренко и Ал. А. Федорова, председателя Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира».

Кратко перечислим главнейшие из них.

1) Дальнейшее изучение биологической продуктивности растительного покрова, в том числе в плане Международной биологической программы (МБП). Расширение фронта стационарных исследований растительного покрова как одного из компонентов биогеосферы (биогеоценотического покрова).

2) Дальнейшее внедрение в ботанические исследования новых методов, в частности математических, с успехом применяемых уже в систематике растений и фитоценологии. Усовершенствование и модифицирование более ранних («старых») методов исследования. Применение в ботанике

методов других биологических и естественнонаучных дисциплин, внедрение в различные разделы ботаники физиологических, биофизических, биохимических методов.

3) Оснащение ботанических лабораторий новейшими наиболее совершенными приборами и аппаратурой (электронные, сканирующие и люминесцентные микроскопы и др.).

4) Подготовка исследовательских кадров, владеющих новыми методами работы и новой, наиболее совершенной техникой.

5) Расширение рабочих контактов ботаников со специалистами других научных дисциплин, биологических и не биологического плана. Этот контакт способствует разрешению практических народнохозяйственных задач. Общеизвестно значение палеоботанических исследований для стратиграфической геологии, торфоведения, поисков полезных ископаемых; все большее значение приобретает изучение растений-индикаторов в работах геологов, почвоведов, мелиораторов и т. д. Экспедиционные и стационарные исследования этого направления должны быть усилены.

6) Ботаникам надлежит также участвовать в работах по исследованию биосферы как среды обитания человека. Сохранение на оптимальном уровне прежде сложившихся отношений в биосфере — отношения между организмами и между ними и косной средой не могут безнаказанно нарушаться. Успешное сочетание хозяйственной деятельности человека с элементами природной среды на оптимальном уровне динамического равновесия является непременным условием благополучного существования человека на Земле как в ближайшем, так и в отдаленном будущем.

Многочисленные более частные задачи ботаники, касающиеся компетенции отдельных ботанических дисциплин, не могут быть в данной статье рассмотрены, их много и они разнообразны. Отметим лишь немногие, более общие моменты, от которых в значительной мере может зависеть как развитие самой ботаники как науки, так и эффективность выхода данных науки в практику.

Это прежде всего задача удачного планирования ботанических исследований, координация с исследованиями, ведущимися в области других наук, расширение международного сотрудничества ученых, овладение широким потоком научной информации.

Чрезвычайно важно также найти удачное сочетание, оптимальные пропорции между фундаментальными работами широкого теоретического плана, не сулящими на первый взгляд чего-либо практически важного, и научными исследованиями сугубо прикладного назначения.

Мы редко задумываемся над тем, как бесконечно велик и разнообразен мир растений, как широка, ответственна и благородна работа исследователя-ботаника, задача все еще продолжающегося первооткрытия и освоения этого важнейшего компонента биосферы.

Президент АН СССР М. В. Келдыш в выступлении на XXIV съезде КПСС отметил, что в промышленности с большим успехом внедряются новые химические элементы таблицы Менделеева, прежде не использовавшиеся. Это символично. Разве не такая же перспектива открыта перед ботаниками? В огромном мире растений, насчитывающем свыше 250 тысяч только цветковых, таится бесконечное богатство еще не разведанных практических возможностей. Наука до сего времени еще не может даже просто учесть все видовое наличие растительного мира, наличие всех своих «ботанических элементов», закончить их первичную регистрацию.

Если на передовых своих форпостах, в области всестороннего изучения свойств и возможностей культурных растений, в области познания их генетики, физиологии, селекции ботаника бесконечно далеко ушла от своего первоначального, описательного этапа, то необходимо признать, что относительно огромного большинства дикорастущих растений мы знаем поразительно мало. Что таит в себе их природа, каков их химизм, каковы их физиологические особенности, каков их практический потенциал? Этого мы обычно не знаем. Работы в этом направлении ведутся и все большее число растений ботаники начинают трактовать как виды практи-

чески перспективные. Эта разведывательная работа в области ботанического ресурсоведения должна быть широкоплановой, должна быть усилена.

Отдельные темы научных исследований могут первоначально казаться мало перспективными, практическая отдача их может представляться маловероятной. Но в этих случаях не мешает вспомнить высказывание К. А. Тимирязева: «Ничто не принесло так много вреда успехам, как умственным так и материальным, как представление о том, что наука в своем поступательном движении должна руководствоваться утилитарными целями».

История науки являет нам примеры того, как исследования, казалось бы сугубо теоретические, давали ценнейшие практические результаты. Достаточно вспомнить о том, что неожиданностью для науки оказалось открытие важнейших антибиотиков у низших растений, ценного парфюмерного сырья в лишайниках и т. д. Разумеется, что поиски новых «полезностей» растений должны быть целенаправленными в соответствии с общими задачами народного хозяйства.

Величайшей задачей современной науки является сохранение мирового генофонда растений и животных, проблема охраны природы. Министр сельского хозяйства СССР В. В. Мацкевич в своем выступлении на XXIV съезде КПСС призвал к самому бережному отношению к земле, к сохранению и разумному использованию ее. Подчеркнув, что вопрос этот заслуживает самого ответственного внимания, министр указал на угрозу все большей потери пахотных и пастбищных земель с урбанизацией территорий, с ростом населения, при строительстве дорог и ирригационных систем, под карьерами, терриконами и т. д.

В равной мере это предостережение касается и растительного покрова нашей страны, гибнущего во многих местностях от тех же причин. Усилия ботаников должны быть направлены на сохранение и восстановление наиболее ценных растений, их естественных зарослей, на сохранение целых природных ландшафтов. Ни один вид растений не должен исчезнуть с лица Земли, в заповедниках и заказниках необходимо сохранить наиболее интересные фитоценозы в их естественном состоянии. Сеть заказников и заповедников должна быть увеличена и охватить все основные типы растительного покрова и бо́льшую часть генофонда растительного мира СССР.

В конце начавшейся пятилетки, в 1975 году, намечается проведение в СССР XII Международного ботанического конгресса. Подготовка к нему также стоит на повестке дня советских ботаников.

Решения XXIV съезда Коммунистической партии обязывают каждого из нас работать с полной отдачей сил, с тем, чтобы достижения всех разделов советской ботаники могли быть использованы в народном хозяйстве, промышленности, медицине, культуре, содействовать повышению общего уровня жизни народа, решению первоочередной и важнейшей задачи новой, девятой пятилетки Советского государства.

УДК 541.621.2 : 58

Ю. А. Урманцев и Н. Н. Каден

ИЗОМЕРИЯ В ЖИВОЙ ПРИРОДЕ. III. С-, К-ИЗОМЕРИЯ И БИОСИММЕТРИЯ

YU. A. URMANTZEV AND N. N. KADEN. ISOMERY IN LIVING NATURE. III. C- AND K-ISOMERY AND BIOSYMMETRY

В этой работе С-, К-изомерия анализируется прежде всего с точки зрения симметрии. Этот анализ имеет двоякую ценность: с одной стороны, для познания конкретной С-, К-, т. е. изомерии венчика и чашечки, с другой, некоторых особенностей общей, т. е. биосимметрии.

С-, К-симметрия

1. Из табл. 1—3 в сообщении II (Каден и Урманцев, 1971) видно, что в полном соответствии с теоретическим ожиданием (сообщение I, Урманцев, 1970) симметрию венчика цветка тех или иных видов растений приходится из-за его изомерии характеризовать в общем случае не одним, а множеством видов симметрии. Этот вывод можно еще более усилить, если учесть изменения венчика, а тем самым и его симметрии, в течение его жизни (ср. симметрию бутона, венчика с в той или иной мере накладывающимися, разошедшимися, опадающими лепестками), суток и даже часов! Достаточно в связи с последним напомнить о движении элементов цветка вследствие «сна», изменения погодных условий и т. д. Здесь, таким образом, в характеристику симметрии венчика мы должны ввести ф а к т о р в р е м е н и. Последнее, как показывают исследования И. И. Шафрановского (1968), необходимо делать по отношению симметрии не только венчика, но и любого материального объекта. Тем самым вместе с И. И. Шафрановским мы вынуждены говорить уже не просто о симметрии, а о д и н а м и ч е с к о й с и м м е т р и и.[1]

В итоге особенно наглядной становится невозможность (в общем случае) характеристики одним каким-либо видом симметрии не только целого семейства (с примерами чего, к сожалению, то и дело приходится сталкиваться), но даже одного единственного цветка, если его рассматривать с поправкой на его онтогенез.

2. С динамической симметрией мы тотчас приходим к трем процессам: с и м м е т р и з а ц и и, д и с с и м м е т р и з а ц и и, с и м м е т р о - д и с с и м м е т р и з а ц и и (Урманцев, 1963, 1964), которым в ряде отношений соответствуют фундаментальные процессы — д е с т р у к т у р и з а ц и и, с т р у к т у р и з а ц и и, с т р у к т у р о - д е с т р у к т у р и з а ц и и. Их роль особенно выпукло выступает при учете эволюции.

Следующее — опыт осторожного описания возможного изменения симметрии циклических венчиков по ходу некоторых из ветвей эволюционного древа. Его выводы надо воспринимать как предварительные.

---

[1] Предостережение: следует различать динамическую симметрию в приведенном смысле от динамической симметрии в физике.

Для общего заключения по этому вопросу нужны исследования значительно большего числа видов растений различного систематического положения.

Итак, мы уже видели (см. сообщение II), что примитивные растения с простым ациклическим околоцветником (*Anemone vitifolia* Buch.-Ham., *Heleborus purpurascens* Waldst. et Kit.) встречаются исключительно в виде D и L транс-форм; их симметрия — (*1*), т. е. они асимметричны.[1] Далее с возникновением и развитием растений с двойными околоцветниками число видов симметрии заметно возросло. Для венчиков с числом лепестков 3 эти группы симметрии суть (*1*), (*3*); 4 — $2 \cdot m$, m, (*1*), (*4*); 5 — (*1*), (*5*); 6 — $3 \cdot m$, m, (*1*), (*2*), (*6*). Другими словами, при переходе от растений с простым околоцветником к растениям с двойным околоцветником произошла симметризация: величина и число видов симметрии возросли. Затем, по мере приближения к вершинам эволюционного древа, наблюдается диссимметризация — число видов симметрии сокращается, пока не остаются только или почти только группы (*1*), (*3*?), (*4*), (*5*), (*6*?). Здесь, таким образом, снова проявляется отмеченная в сообщении II тенденция к лучшей по мере эволюции упорядоченности, только выраженная в терминах симметрии.

3. Не трудно даже из приведенного, не говоря уже о материалах из других областей биологии, например зоологии (см. работы Беклемишева, 1964; Амлинского, 1967), вывести идею о существовании эволюционных рядов симметрии (онто- и филогенетических). Мы привели пример одного из них. Остальные покрытосеменные в этом отношении пока не изучены. Заметим, что, как показывает изучение зоологического материала, эволюция симметрии не прямолинейна: подчас преимущественная по роли диссимметризация сменяется симметризацией. Далее изменение симметрии по отдельным ветвям древа жизни имеет свои особенности. Предварительные данные показывают, что, по-видимому, такова же картина эволюции симметрии и в царстве растений (для этого достаточно, например, сравнить картину пространственно-временного изменения симметрии у однодольных и двудольных растений).

4. Из приведенных данных видно, что, вопреки широко распространенному взгляду (Шубников, 1940; Вернадский, 1965; Малахов, 1965; Белов, 1967; Вейль, 1968, и др.), так называемая пятерная симметрия вида (*5*) или $5 \cdot m$, так же как и билатеральная вида (m), оказывается, присуща не всей толще жизни, а лишь определенным организмам (в данном случае — растениям), находящимся на определенных этапах своего развития.

5. Данные табл. 3 (см. сообщение II) позволяют обнаружить новое, пожалуй, фундаментальное явление — биосимметрическую организацию. В общем же случае речь должна идти о симметрической организации или симметрической структуре объектов природы. Биосимметрическая организация, конечно же, могла быть описана раньше, для этого было вполне достаточно разнообразных зоо- и фитоматериалов. Однако этого не произошло.

Существование у биообъектов и, в частности, у растений, животных, микроорганизмов, их «частей», био-, а точнее соответственно фито-, зоо-, микро-, субмикросимметрической организации, очевидно.

Во-первых, каждый элемент любого биообъекта — биосферы, биогеоценоза, ценоза, популяции, организма, органа, ткани, органеллы, молекулы... — обладает собственной симметрией.

---

[1] Если, разумеется, околоцветники рассматривать как конечные фигуры. Если же их анализировать как отрезки бесконечных фигур — «стержней», то, естественно, их симметрия будет иная, поскольку они будут содержать те или иные элементы симметрии бесконечных фигур — «стержней». Недавно, в 1968 г., одним из нас (Урманцевым) было доказано, что в общем случае симметрия любых «бесконечных» побегов и околоцветников растений исчерпывается всего 6 типами симметрии стержней, о чем подробно будет сообщено в специальной статье.

Во-вторых, самому объекту как целому также присуща определенная симметрия, в общем случае отличная и в то же время зависимая от симметрии его элементов.

В-третьих, определенному взаиморасположению взаимосвязанных элементов био- и любого другого объекта в пространстве—времени соответстветствуют: 1) определенное взаиморасположение в пространстве, 2) определенные связи, 3) закономерные в смысле длительности и последовательности изменения видов симметрии элементов и целого во времени. Другими словами, ему соответствует определенная (био)симметрическая организация.

Уже сейчас мы можем более определенно высказаться по поводу вида отношения между симметрией элементов и их системы (целого). Это более определенное высказывание достигается посредством принципа Кюри (1966), согласно которому, когда несколько различных явлений накладываются друг на друга, образуя одну систему, диссимметрия их складывается. В результате остаются лишь те элементы симметрии, которые являются общими для каждого явления, взятого отдельно. Математически это утверждение выглядит так.

Обозначим вид — группу — симметрии a_1, a_2, $a_3 \ldots$, a_i свойства биообъекта через G_{a_1}, G_{a_2}, G_{a_3} . . ., G_{a_i}, а через G_s, — группу симметрии системы этих свойств. Тогда

$$G_s = G_{a_1} \cap G_{a_2} \cap \ldots \cap G_{a_i} \quad (1)$$

и

$$G_{a_i} \supseteq G_s. \quad (2)$$

Здесь знак $\cap$ означает «пересечение», а $\supseteq$ — «содержит или равно». В феноменологической кристаллофизике принцип (2) известен как принцип Ноймана. В. А. Копцик (1967) развил его дальше. Согласно Копцику

$$G'_{a_1} \cap G'_{a_2} \cap \ldots \supseteq G_{a_1} \cap G_{a_2} \cap \ldots, \quad (3)$$

где G'_{a_i} — штриховые группы взаимодействующих, а справа — невзаимодействующих объектов. Все эти теоретические данные — скорее постановка вопроса, отправной пункт для дальнейших исследований вида зависимости между симметриями элементов и их системы.

Понятно, что следование по этому пути позволит с новых сторон осветить проблемы биосимметрики, в частности биологическую правизну—левизну на уровне элементов и их системы в процессе их онтогенеза. Отметим, что в литературе уже имеются данные по симметрической организации растений, полученные прежде всего советскими исследователями (Сулима, 1964; Велибеков, 1967; Никулин, 1968). Здесь будет уместно отметить важность предложенных М. Д. Велибековым коэффициентов полярности и интегрированности (целостности) растений по их *D, L, DL* признакам. Эти коэффициенты позволяют численно оценить величины полярности и интегрированности (целостности) данного вида растения в каждый момент времени, а выражая эти величины во времени — тем самым и в течение онто- и филогенеза. Правда, сами коэффициенты, возможно, в будущем будут уточнены, но идея вывода этих коэффициентов на основе понятия о статистической сопряженности безусловно ценна.

Изучение биосимметрической организации позволит глубже разобраться и в сущности биологического пространства и биологического времени (о последних см. в работах Вернадского, 1965; Урманцева и Трусова, 1958, 1961; Уитроу, 1964, а также в сборнике «Биологические часы», 1964).

Что же касается такого биообъекта, как околоцветник, состоящего из таких «элементов», как чашечка и венчик, то данные табл. 3 (см. сообщение II) говорят о следующем.

Во-первых, каждый элемент — чашечка и венчик — обладает собственной симметрией: у *Butomus umbellatus* L. (*1*) и (*3*), у *Alisma plantago-aquatica* L. — чашечка — (*1*) (форма (*3*) не найдена), венчик — (*1*) и (*3*).

Во-вторых, симметрия системы — околоцветника — у *A. plantago-aquatica* L. во всех найденных случаях — (*1*), ибо только этот элемент симметрии одновременно присущ чашечкам вида $2\pm$, $1\mp$ и венчикам — —$2\pm$, $1\mp$ и $3\pm$, $0\mp$, хотя формы $3\pm$, $0\mp$ помимо осей первого порядка обладают и осями третьего порядка (*3*); у *B. umbellatus* L. — симметрия околоцветников $\frac{3+,\ 0-}{3+,\ 0-}$, $\frac{3+,\ 0-}{3-,\ 0+}$, $\frac{3-,\ 0+}{3+,\ 0-}$, $\frac{3-,\ 0+}{3-,\ 0+}$, будет (*3*), а всех остальных — (*1*). (Здесь в «числителе» — обозначение вида изомерии венчика, в «знаменателе» — чашечки; «дробь» — обозначение вида изомерии околоцветника).

В-третьих, из табл. 3 видно, что у обоих растений изомеры венчика и в особенности $2\pm$, $1\mp$ наиболее часто встречаются в силу коррелятивных связей вместе с чашечками вида $2\pm$, $1\mp$ (а у *A. plantago-aquatica* L. чашечка вида $3\pm$, $0\mp$ пока вообще нами не обнаружена). Таковы первые данные по биосимметрической организации околоцветников этих растений.

Симметрия цветка

Как известно, в ботанике (Голенкин, 1937; Генкель, Кудряшов, 1952; Курсанов и др., 1958; Буш, 1959; Жебрак, 1959; Береговий, Прахов, 1960; Синнотт, 1960; Алехин и др., 1961; Суворов, 1961; Рождественский, 1961; Богданов, 1961; Игнатьев, 1962; Потульницкий, 1963; Тихомиров, 1964; Суворов и др., 1966; Лейсле, 1966; Исаин, Юрцев, 1966, и др.) цветки разделяются на правильные — актиноморфные ($n \cdot m$) — и неправильные — зигоморфные (m) и асимметрические (*1*), стало быть, на один класс — $n \cdot m$ — и два вида симметрии — (m) и (*1*). Однако в работе одного из нас (Урманцев, 1965) было показано, что при характеристике симметрии цветков было допущено много серьезных ошибок. Например, авторы указанных учебников неправильно наряду с классом $n \cdot m$ выделяли как равноправные ему виды симметрии (m) и (*1*), ошибочно определяли симметрию, не точно описывали виды симметрии конкретных цветков; предлагали студентам проводить плоскости симметрии там, где их невозможно провести. Особенно курьезен в этом смысле случай с цветками анютиных глазок. Названные и другие авторы, приводя фотоизображение этого цветка, рассматривают его как классический образец зигоморфной симметрии. Другими словами, они полагают, что через венчик этого цветка якобы можно провести плоскость симметрии и потому де он обладает зигоморфизмом, т. е. симметрией (m). В действительности же из-за по меньшей мере четырех разнообразных видов наложения одних лепестков на другие (изомерии!) симметрия цветков анютиных глазок нарушается, появляются асимметричные (!) *D* и *L* цветки. При симметрии же (m) существование *D* и *L* форм абсолютно невозможно, запрещено! Создается впечатление, что никто из авторов не пытался серьезно разобраться в описываемом явлении, и ошибки одних «по наследству» спокойно переходили к другим.

Отметим, что выявленные здесь распространенные ошибки во взглядах ботаников на симметрию венчиков — не случайность. Это следствие общего, пожалуй, для всей биологии (за исключением молекулярной) крайне низкого уровня учения о симметрии биологических объектов. Между тем на биологических, и в частности ботанических, объектах проявляются все симметрии:[1] 1) *«кристаллографические»* (нуль-, одно-, дву-, трехмерная симметрия; *l*-кратная антисимметрия; цветная, цветная простая и кратная антисимметрия, подобия, подобия простая и кратная антисимметрия, гомологическая, криволинейная); 2) *геометрические*

[1] Подробно это положение доказано в еще не изданной монографии Ю. А. Урманцева «Симметрия Природы, или природа Симметрии».

в смысле идей Эрлангенской программы Феликса Клейна (1956); 3) *динамические* в смысле существования относительно тех или иных групп преобразований (реальных или [и] мыслимых изменений, обладающих теоретико-групповыми свойствами) инвариантностей не только пространственных, но и любых других — временных, динамических, субстанциональных — свойств биообъектов.

Приведенным мы хотели бы еще раз обратить внимание исследователей на существование различных аспектов, многообразие, фундаментальность предмета биосимметрики; на те новые идеи и методы, которые предлагаются в различных теориях симметрии и которые создают реальные возможности для обнаружения новых видов симметрии. Подход с точки зрения указанных аспектов к предмету биосимметрики позволил бы очень существенно развить, поднять на новую ступень все учение о биологической симметрии.

После сказанного отметим, что чашечка, венчик, тычинка, пестик, цветок в принципе могут принадлежать лишь к двум классам симметрии — актиноморфному вида $n \cdot m (n=1, 2, 3\ldots, \infty)$ и недавно открытому для цветков (Урманцев, 1965) аксиальному вида (n) $(n=1, 2, 3\ldots, \infty)$. Такой вывод теоретически следует из того, что объекты типа цветков и их элементов (если, разумеется, рассматривать их как конечные фигуры) относятся к фигурам, называемым в кристаллографии «односторонними розетками»; симметрия же последних исчерпывается лишь двумя указанными классами. Отсюда нетрудно заметить, что зигоморфные цветки вида $1 \cdot m = m$ (одна плоскость симметрии, делящая фигуру на две зеркально равные половины) и асимметричные вида (*1*) (бесконечное множество осей первого порядка) — частные случаи соответственно актиноморфных и аксиальных. Учет этого вывода, а также С-, К-изомерии позволяет весьма существенно уточнить прежние представления об актиноморфных, зигоморфных и асимметрических цветках.

1) «А к т и н о м о р ф н ы е» ц в е т к и. Табл. 1 (сообщение II) показывает, что у ряда пятичленных цветков, например у *Ranunculus acris* L., *Potentilla anserina* L., одновременно встречается не один, а восемь типов строения венчика. При этом, вследствие наложения лепестков друг на друга, ни одна плоскость, проведенная через середину лепестка или между двумя соседними, не будет плоскостью симметрии, так как она не разделит цветок на две зеркально равные половины.

Подлинно актиноморфными цветки в этом случае становятся только в конце цветения, перед опаданием лепестков, когда они расходятся столь сильно, что перестают накладываться краями друг на друга (*Ranunculus acris* L.) или в середине дня, чтобы к вечеру снова сблизиться до взаимного накрывания (*Geranium pratense* L.).

Две из восьми встреченных форм венчика (3+, 2— транс и 3—, 2+ транс) представляют собой обычное квинкунциальное расположение членов по винту в 2/5 (винтовая ось 5_2). Если для видов рода *Ranunculus*, исходя из ближайшего родства с родами, обладающими явно ациклическим венчиком, можно предположить, что здесь имеет место сильное сокращение междоузлий и сближение узлов и лепестков, которое еще не дошло до полной циклизации, то у более высокоорганизованных форм, особенно спайнолепестных (например, *Polemonium*, *Phacelia*), по-видимому, можно говорить об атавизме, сохранении черт предков. Эти формы асимметричны, так как характеризуются лишь осью симметрии первого порядка (*1*): при повороте на 360° такой венчик лишь 1 раз совпадет всеми своими лепестками с первоначальным положением.

Две другие формы (5+, 0— и 5—, 0+) являются полностью веерообразными и обладают аксиальной симметрией (*5*). При вращении цветка вокруг этой оси на 360° венчики совпадут сами с собой 5 раз (Урманцев, 1965 : 81).

Остальные четыре формы можно рассматривать как промежуточные между спиральными и веерообразными. Все они асимметричны, как и транс-формы, и характеризуются формулой (*1*).

Все восемь форм венчика «попарно диссимметричны»: четыре левых (5—, 0+; 4—, 1+; 3—, 2+ цис; 3—, 2+ транс) и четыре правых (5+, 0—; 4+, 0—; 3+, 2— цис; 3+, 2— транс).

Из табл. 1 (сообщение II) и рис. 1 (сообщение I) видно, что шесть из восьми изомеров и большинство видов с пятичленными венчиками (31 из 41) асимметричны; остальные изомеры и виды обладают симметрией (*5*). Замечательно при этом, что ни одна из форм не обладала актиноморфией. По-видимому, лишь немногие цветки (например, *Lythrum salicaria* L.), лепестки которых не налегают друг на друга даже в бутоне, могут считаться истинно актиноморфными.

Следовательно, явление актиноморфии цветков чрезмерно расширено: число таких цветков следует резко снизить и считать появление актиноморфии вторичным как в онтогенезе, так и в филогенезе покрытосеменных растений.

Аналогичные выводы можно сделать при изучении трех- и четырехчленных венчиков.

Все три исследованных вида с трехчленными цветками представлены всеми четырьмя возможными типами расположения лепестков. Два из них *D* и *L* аксиальносимметричны (3—, 0+ и 3+, 0—; симметрия (*3*)) и два *D* и *L* — асимметричны (2—, 1+ и 2+, 1—; симметрия (*1*)).

Из девяти изученных видов с четырехчленным околоцветником шесть обладают всеми шестью предсказанными типами венчиков или только пятью. Только у *Philadelphus coronarius* L. лепестки всех цветков *L* веерообразны. В этой группе два типа (4—, 0+ и 4+, 0—) *L* и *D* аксиальносимметричны, два (3—, 1+ и 3+, 1—) *L* и *D* — асимметричны, один — зигоморфный (2+, 2— цис) и один — (2+, 2— транс) актиноморфный, с двумя, а не с четырьмя, как считалось ранее, плоскостями симметрии ($2 \cdot m$). Вторичность актиноморфии подтверждается и здесь: четырехчленный околоцветник справедливо считается у двудольных производным пентамерного.

2) «Зигоморфные» цветки. Одним из авторов (Урманцев, 1963б : 7—9; 1965 : 82) было уже показано, что классические примеры зигоморфных цветков (*Viola hortensis*, *V. tricolor* L., *Pisum sativum* L. и *Aconitum*) не имеют плоскости симметрии вследствие наложения друг на друга четырех из пяти лепестков у фиалок, крыльев у гороха, двух передних чашелистиков у борца и обнаруживают по этому признаку *D*- и *L*-формы. Первая превалирует у *Viola*, вторая — у *Pisum*. Из исследованных Н. А. Бердиной и О. Л. Коленко 500 цветков *Lotus corniculatus* L. 263 (52.6%) обладали левым венчиком, 203 (40.6%) — правым, и только у 34 крылья не накрывали друг друга, возможно, из-за полного раскрывания перед отцветанием. Таким образом, лишь 6.8% цветков оказались подлинно зигоморфными, а 93.2% были асимметричными, причем, как и у гороха (Урманцев, 1965 : 82), левые формы преобладали над правыми. Все эти данные заставляют предполагать, что и понятие зигоморфии в ботанике неоправданно расширено за счет недооценки аксиальной симметрии и проведения плоскости симметрии там, где она не может пройти. Попутно отметим, что зигоморфных листьев также гораздо меньше, чем обычно принято считать, поскольку *D* и *L*-формы листовых пластинок, изученные одним из авторов (Урманцев, 1960, 1961а : 1443, 1961б : 101), не имеют ни одной плоскости симметрии.

3) Асимметричные цветки. В ботанической литературе фактически единственным примером асимметрии, обусловленной венчиком, служит цветок *Canna*, так как асимметрия *Valeriana* обязана лишь несовпадению плоскостей симметрии венчика, андроцея и гинецея, по отдельности зигоморфных.

Теперь доказано, что число асимметричных венчиков увеличивается во много раз как за счет цветков, считавшихся зигоморфными (*Violaceae*, *Fabaceae*, *Ranunculaceae—Aconitum* и, вероятно, ряд других семейств), так и за счет так называемых «актиноморфных», симметрия большинства модификаций которых исчерпывается осями первого по-

рядка и является аксиальной. При этом асимметричные венчики обнаруживаются как у примитивных, неспециализированных групп растений (*Ranunculaceae*, *Rosaceae*), так и на новом уровне — у более высокоорганизованных, обладающих ярко выраженными приспособлениями к перекрестному опылению с помощью определенных групп насекомых (*Ranunculaceae—Aconitum*, *Fabaceae*, *Violaceae*).

Так как асимметрия венчиков является частным случаем аксиальной симметрии при $n=1$, то последняя оказывается самым крупным классом симметрии (Урманцев, 1963а : 7).

Итак, в итоге мы видим, что вследствие пространственно-временного изомерийного и/или неизомерийного полиморфизма симметрия даже единичных венчиков и чашечек цветков растений характеризуется в общем случае не одной (как полагали), а множеством групп симметрии. Для околоцветников характерна динамическая симметрия. Последняя приводит к симметризации и диссимметризации, а тем самым и к эволюционным рядам симметрии, специфичным для различных ветвей филогенетического древа растений и животных. Вследствие сказанного, так называемая пятерная симметрия оказывается характерной не для всей толщи жизни, как полагали многие исследователи, а лишь для определенных этапов развития растений и животных.

Изучение симметрии биообъектов и, в частности, околоцветников на уровне их естественных «элементов» и «целого» приводит к обнаружению новой, по-видимому, фундаментальной особенности любых биообъектов — биосимметрической организации. Последняя в первом приближении может быть описана посредством принципов Кюри, Ноймана, Копцика. Изучение биосимметрической организации позволит в будущем существенно уточнить наши представления о биологическом пространстве и биологическом времени. В общем случае понятие симметрической организации объектов природы может быть полезным при развитии и общей теории систем (структур).

Детальный анализ симметрии реальных цветков растений привел к обнаружению в описаниях прежних исследователей множества различных ошибок и «приписок». В частности, совершенно неоправданными оказались прежние представления о преимущественной актиноморфии и зигоморфии цветков растений. В действительности самым распространенным в природе классом симметрии венчиков оказывается аксиальный вида (n) и особенно его частный, асимметрический, случай — (1). Такое резкое расширение в объеме этого класса достигнуто за счет цветков растений, ранее ошибочно считавшихся актиноморфными и зигоморфными.

Поскольку признаки симметрии имеют морфологическое и систематическое значение, то можно полагать, что тщательное математическое и экспериментальное изучение имеющихся в природе модификаций цветков по типам взаимного расположения и их встречаемости у отдельных видов и родов сможет существенно дополнить диагнозы таксонов.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В., Л. В. Кудряшов, В. С. Говорухин. (1961). География растений. — Амлинский И. Е. (1967). Некоторые проблемы становления многоклеточности. В сб.: Структура и формы материи. — Беклемишев В. Н. (1964). Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. — Белов Н. В. (1967). Физические основы геометрической кристаллографии. — Береговий П. М., М. М. Прахов. (1960). Ботанiчна географiя. — Биологические часы. (1964). Сборник. — Богданов П. Л. (1961). Ботаника. — Буш Н. А. (1959). Систематика высших растений. — Вейль Г. (1968). Симметрия. — Велибеков М. Д. (1967). Полярная и биосимметрическая цикличность в развитии растений. Зап. Воронежск. СХИ им. К. Д. Глинки, 34, 1. — Вернадский В. И. (1965). Химическое строение биосферы Земли и ее окружение. — Генкель П. А., Л. В. Кудряшов. (1952). Ботаника. — Голенкин М. И. (1937). Курс высших растений. — Жебрак А. Р. (1959). Курс ботаники. — Игнатьев Б. В. (1962). Ботаника. — Исаин В. Н. (1963). Ботаника. — Исаин В. Н., В. Н. Юрцев. (1966). Ботаника. — Каден Н. Н. и Ю. А. Урманцев. (1971). Изомерия в живой природе. II. Результаты исследо-

ваний. Бот. журн., 2. — Клейн Ф. (1956). Сравнительное обозрение новейших геометрических исследований. («Эрлангерская программа»). В кн.: Об основах геометрии. — Копцик В. А. (1966). Шубниковские группы. — Курсанов Л. И., Н. А. Комарницкий, К. И. Мейер, В. Ф. Раздорский, А. А. Уранов. (1958). Ботаника, I. — Кюри П. (1966). Избр. труды. — Лейсле В. Ф. (1966). Ботаника. — Малахов А. А. (1965). L_5-симметрия жизни. — Никулин А. В. (1968). Диссимметричность и качество сахарпой свеклы. Канд. диссерт., Воронеж. — Потульницкий П. М. (1963). Польовий практикум з ботаніки. — Рождественский В. П. (1961). Практические занятия по ботанике. — Синнот Э. В. (1960). Морфогенез растений. — Суворов В. В. (1961). Ботаника. — Суворов В. В., И. Н. Воронова, Г. Н. Громбчевская, В. М. Милов, Т. А. Степанова. (1966). Руководство к летним практическим занятиям по ботанике. — Сулима Ю. Г. (1964). Явление диссимметрии у кукурузы и пшеницы. Канд. диссерт., Кишинев. — Тихомиров Ф. К. (1964). Ботаника. — Уитроу Дж. (1964). Естественная философия времени. — Урманцев Ю. А. (1960). О диссимметрии листьев и цветков растений. ДАН СССР, 133, 2. — Урманцев Ю. А. (1961а). Некоторые вопросы проблемы диссимметрии в природе. ДАН СССР, 140, 6. — Урманцев Ю. А. (1961б). — Растения правши и левши. Природа, 5. — Урманцев Ю. А. (1963а). О видах диссимметрии в природе. Биофизика, 8, 1. — Урманцев Ю. А. (1963б). Фитодиссимметрия. Канд. диссерт., М. — Урманцев Ю. А. (1964). В кн.: О сущности жизни. — Урманцев Ю. А. (1965). Биосимметрика. Симметрия и диссимметрия цветков растений. ИАН СССР, сер. биолог., 1. — Урманцев Ю. А. (1970). Изомерия в живой природе. I. Теория. Бот. журн., 2. — Урманцев Ю. А. и Ю. П. Трусов. (1958). О специфике пространственных форм и отношений в живой природе. Вопр. филос., 6. — Урманцев Ю. А. и Ю. П. Трусов. (1961). О свойствах времени. Вопр. филос., 5. — Шафрановский И. И. (1968). Симметрия в природе. — Шубников А. В. (1940). Симметрия.

(Получено 31 III 1969).

SUMMARY

It is postulated in this paper, that in consequence of the polymorphism the symmetry of solitary corollas and calyces of plant flowers be characterized by a multitude of groups of symmetry. The dynamic symmetry, symmetrization and desymmetrization is characteristic of perianths, which leads to the evolutionary series of symmetry. Consequently pentactinous symmetry is not the general feature of the entire live nature, but is inherent only in the organisms passing definite stages of the evolution.

The fundamental characteristic of any organisms is the biosymmetrical organization that at the first approach can be described by means of the principles of Curie, Neumann and Kopčik. The investigation of the biosymmetrical organization will permit in the future to specify substantially our concepts of the biological space and biological time. In a general case the concept of symmetrical organization can also be useful for the development of the general theory of systems (structures). The existing descriptions of floral symmetry abound in various mistakes and erroneous «ascription». In particular, the earlier concepts of the prevalent actinomorphy and zygomorphy of flowers of plants proved to be absolutely injustified. In fact the most widespread in nature type of symmetry is the axial symmetry (n), especially its particular asymmetrical case (1). All the abovesaid can afford a substantial additional information for diagnoses of taxa.

УДК 58 : 581.49 : 633.15

Э. И. Слепян

ТЕРАТОЛОГИЯ УСТЬИЧНЫХ АППАРАТОВ [НА ПРИМЕРЕ УСТЬИЧНЫХ АППАРАТОВ *ZEA MAYS* L., ЗАРАЖЕННОЙ *USTILAGO MAYDIS* (DC.) CDA.]

С 4 таблицами рисунков

E. I. SLEPYAN. TERATOLOGY OF STOMATAL APPARATUSES [AS ILLUSTRATED BY THE TERATOLOGICAL VARIABILITY OF STOMATAL APPARATUSES OF *ZEA MAYS* L. CAUSED BY *USTILAGO MAYDIS* (DC.) CDA.]

Ustilago maydis (DC.) Cda. вызывает тератологические аномалии и уродства устьичного аппарата *Zea mays* L.: дистопию, дисхронию, ателеплазию, дисгенезию, гипотрофию, гипертрофию, гиперплазию, полимеризацию, эмболию, дегенерацию, склерофикацию, гиперхромию и сколиостомию. Все типы тератогенеза устьичного аппарата не являются специфическими и оказывают функциональное влияние на патогенез пузырчатой головни.

Победа в борьбе за существование, достигнутая покрытосеменными, во многом обусловлена развитием устьичных аппаратов, имеющих важнейшее адаптивное значение. С их функционированием связана регуляция дыхания, фотосинтеза, теплового обмена, общая устойчивость гомеостатических механизмов по отношению к повреждающим воздействиям, обеспечение выживаемости и нормальной жизнедеятельности растений в онтогенезе. Возникновение и специализация устьичных аппаратов в эволюции могут быть оценены как ароморфоз. Процесс формирования устьичных аппаратов в онтогенезе мы обозначаем термином стоматогенез.

В связи со сказанным представляется существенным вопрос о наследственных и ненаследственных структурных нарушениях устьичных аппаратов в их этиологическом и патогенетическом разнообразии. Удобная модель для их изучения — устьичные аппараты *Poaceae*, преимущество которых — в постоянстве способа формирования, дефинитивного строения и размещения, строго контролируемых стабилизирующей формой естественного отбора. Такое постоянство позволяет использовать устьичные аппараты *Poaceae* для выяснения закономерностей тератогенеза устьичных аппаратов растений в целом, так как облегчает сопоставление отдельных его случаев у представителей разных систематических групп. Благоприятной тератогенной ситуацией, способствующей выявлению многих из числа возможных нарушений устьичных аппаратов, можно считать ситуацию, возникающую при инфекциях и при инвазиях. Важная причина этого — паразитарная специфичность патогенов, а также тот факт, что среди вызываемых ими тератологических нарушений устьичных аппаратов обнаруживаются фенокопии мутаций, изменяющих замыкающие и побочные клетки. Разнообразные и характерные нарушения устьичных аппаратов, которые могут быть использованы в целях их тератологического изучения, возникают у *Zea mays* L. при заражении ее *Ustilago maydis* (DC.) Cda.

Инфекция *Zea mays* фитопатогенными грибами и последующее развитие заболеваний во многом связаны с устьичными аппаратами. Устьич-

ные отверстия — эйсодиальное и опистиальное, поскольку через них может происходить прорастание спор, оказываются воротами инфекции для ряда видов возбудителей болезней *Zea mays* — видов *Macrosporium*, *Sclerospora*, *Ustilago* и т. д. Этому способствует выделение из устьичных отверстий капельной влаги, благоприятствующей развитию ростковых трубок. У *Zea mays* устьичный аппарат представлен системой двух побочных и двух замыкающих клеток со схизогенным отверстием между последними. Каждая из побочных клеток расположена над гантелевидной узкой и вытянутой замыкающей клеткой и обладает конфигурацией более или менее правильного равнобедренного треугольника. Нормально сформированный устьичный аппарат имеет две взаимно перпендикулярные плоскости симметрии (2 mm) и очертания ромбоэдра (табл. рис. I, *а*).

Устьичный аппарат *Zea mays* L. исследуется с середины XIX столетия (Mohl, 1856; Campbell, 1881; Schwendener, 1882; Porsch, 1905; Prat, 1948, и др.). Он имеет перигенное (гаплохейльное) происхождение, хотя перипарацитная ориентация двух его побочных клеток по отношению к замыкающим и выглядит как возникшая на основе синдетохейльного развития. Стенка замыкающих клеток, ограничивающая в их средней суженной части передний и внутренний дворики, в отличие от стенки на полюсах замыкающих клеток утолщается в процессе формирования устьичного аппарата. Ее утолщение, несколько большее у внутреннего дворика, вызвано местной лигнификацией и, как это свойственно, очевидно, всем *Poaceae*, оно имеет в своей основе правильно ориентированные по длинной оси клетки слои целлюлозных микрофибрилл (Schwendener, 1889; Copeland, 1902; Kaufmann, 1927; Setterfield, 1957, и др.). Очевидно, для устьичных аппаратов *Zea mays* L., как и для устьичных аппаратов *Secale cereale* L. и других злаков (Brown a. Johnson, 1962; Мирославов, 1966), характерны: быстрая диффузия веществ через тонкую оболочку между побочной и замыкающей клетками; наличие непосредственной связи цитоплазмы на концах замыкающих клеток, осуществляющейся через отверстие в их оболочках; обилие митохондрий в побочных и замыкающих клетках; наличие крупных лейкопластов в первых и отсутствие типичных хлоропластов в последних, и т. д. Описанное строение устьичного аппарата является условием, обеспечивающим горизонтальное движение замыкающих клеток — открытие и закрытие устьичных отверстий, осуществляющееся благодаря периодическим изменениям осмотического стресса, управляющий механизм которого в связи с своеобразием хлоропластов и хондриома замыкающих клеток (см. Clark и др., 1941; Shimshi, 1963, 1967; Meidner, 1965; Raschke, 1965, 1966, 1967, и др.) регулируется водным объемом, концентрацией CO_2, азота, углеводов, спектральным составом света, температурой и пр. Функционирование замыкающих клеток в связи с многочисленностью в них митохондрий, по-видимому, может быть связано с энергией АТФ, синтезом глюкозофосфата из крахмала во время раскрытия устьичных отверстий. У *Zea mays* незначительное количество крахмала может сохраняться в замыкающих клетках, хотя синтетические возможности их хлоропластов, очевидно, крайне невелики.

Таким образом, устьичный аппарат *Zea mays* специализирован, что оправдывает выделение устьичных аппаратов злаков в особый — граминоидный тип (Duval-Jouve, 1871; Rehfous, 1917; Flint a. Moreland, 1946; Luck u. Luck, 1958; Guttenberg, 1959, и др.). Об обоснованности его выделения свидетельствуют не только строение замыкающих клеток и особое пространственное соотношение их с побочными клетками, но и уменьшение числа последних до двух, что нельзя оценить иначе, как олигомеризацию. Все это исключило возможность полной гомологии граминоидных устьичных аппаратов с другими устьичными аппаратами, среди которых параллелизмы в способах возникновения, в дефинитивном строении и во взаимном расположении замыкающих и побочных клеток — нередкое явление. Значительная специализация устьичного аппарата *Zea*

mays, очевидно, оказывается следствием глубокой детерминации меристемоидов замыкающих клеток, что позволяет рассматривать, вслед за Л. Стеббинсом (Stebbins a. Jain, 1960), устьичный аппарат *Zea mays* и других однодольных как благоприятную модель при изучении вопросов механики развития и генетики. С ее помощью могут быть получены свидетельства о проспективных потенциях меристемоидов замыкающих клеток и инициалей побочных клеток, определены корреляции патологических изменений замыкающих и побочных клеток, мера специфичности этих изменений при различных повреждающих воздействиях и т. д. Все это дает возможность оценить действительную целостность и устойчивость устьичных аппаратов граминоидного типа по сравнению с иными гаплохейльными и синдетохейльными или же, морфологически более дифференциально, с мезогенными, мезоперигенными и перигенными устьичными аппаратами, выявленными в стоматографии. Такого рода оценка необходима, так как пути интеграции устьичных аппаратов полностью еще не установлены и известно: 1) что на различных органах одной и той же особи одного вида растения может происходить формирование устьичных аппаратов различных типов; 2) что свойство парацитности устьичного аппарата, столь характерное для *Poaceae*, может наблюдаться не только при гаплохейльном, но и при синдетохейльном способах его возникновения и 3) что корреляция между типом устьичного аппарата, морфологией органа, в частности листа, и характером дифференцировки в нем ксилемы не выявлена. Таким образом, есть основания предполагать, что устьичным аппаратам должны быть свойственны определенные пределы эпигенетической изменчивости.

У *Zea mays* значительная изменчивость устьичного аппарата наблюдается при заражении ее грибом *Ustilago maydis*, вызывающим формирование патологических новообразований. Рост последних сопровождается антиклинальными делениями и последующей гипертрофией интеркостальных и костальных клеток и влечет за собой нарушения развития устьичных аппаратов, или стоматогенеза в стоматальных зонах. Основные повреждения устьичных аппаратов происходят на бластеморфном и каллюсоморфном этапах галлогенеза и в начальные сроки тератогенеза. Они имеют место при всех формах пузырчатой головни на вегетативных и на репродуктивных органах, в том числе и при начальной по времени появления форме (продуктивно-некротической эритродермии), характеризующейся реакцией сверхчувствительности и проявляющейся как первичный симптом заболевания (Кузнецова, 1967; Слепян и Каратыгин, 1968а, б).

Факт возникновения деформаций устьичных аппаратов при пузырчатой головне отмечен в литературе (Leveille, 1839; Knowles, 1889; Butler, 1918; Heald, 1926, и др.), но их характер, многообразие и морфологическая сущность остались неисследованными. Наши наблюдения показали, что, несмотря на минимальность числа клеток в устьичном аппарате *Zea mays*, его деформации весьма разнообразны[1] и имеют следующий характер:

1) задержка деления меристемоидной клетки замыкающих клеток и дифференциации инициалей побочных клеток (табл. рис. 1, *б*);

2) уменьшение размеров устьичных аппаратов, сопровождающееся как стягиванием, так и расширением эйсодиального отверстия (табл. рис. 1, *в*; табл. 1—2);

3) увеличение размеров устьичных аппаратов, сопровождающееся гипертрофией ядер их клеток, утончением и последующим утолщением оболочек последних, увеличением размеров устьичных отверстий, сме-

[1] Были исследованы образцы неповрежденных и пораженных *Ustilago maydis* различных органов кукурузы, принадлежащих более чем к 20 ее сортам, линиям и гибридам: Воронежский-76, Воронежский-80, ВИР-44, ВИР-42, Новинка-437, Стерлинг и пр. Материал был собран в 1965—1967 гг. в Ленинградской, Днепропетровской и Херсонской областях и в Краснодарском крае.

щением замыкающих и побочных клеток относительно друг друга и соседних эпидермальных клеток (*г*, табл. 3);

4) изменение размеров одной из побочных клеток по сравнению с другой (*д*, *е*);

5) округление побочных клеток (*ж*);

6) пространственное смещение одной из побочных клеток по отношению к замыкающей (*з*);

7) прилегание одной побочной клетки к другой (*и*);

8) смещение обеих побочных клеток по отношению к замыкающим (*к*);

9) удлинение побочных клеток (*л*, *м*);

10) вытягивание побочных клеток в противоположные стороны (*н*);

11) искривление побочных клеток при смыкании с деформированной эпидермальной пробковой клеткой (*о*, *п*);

12) отсутствие одной или обеих побочных клеток (табл. рис. II, *а—е*);

13) отсутствие одной побочной клетки и удвоение другой (*ж*);

14) удвоение одной или обеих побочных клеток (*з—с*);

15) гипертрофия замыкающих клеток при правильном развитии побочных клеток (табл. рис. III, *а*);

16) недоразвитие и деформация замыкающих клеток и устьичного отверстия и смещение и деформация побочных клеток (*б*);

17) недоразвитие замыкающих клеток и смещение и деформация побочных клеток (*в*);

18) задержка деления меристемоидной клетки замыкающих клеток (*г*);

ТАБЛИЦА 1

Уменьшение высоты и ширины устьичных аппаратов листовой эпидермы при продуктивно-некротической эритродермии у гибрида кукурузы Новинка-437 (в микронах)

Эпидерма	Устьица	Высота устьичных аппаратов	Ширина устьичных аппаратов
Верхняя	Неповрежденные	44.47 ±3.27	38.40 ±1.92
	Поврежденные	36.72 ±2.18	27.09 ±1.30
Нижняя	Неповрежденные	45.18 ±1.26	43.47 ±1.81
	Поврежденные	33.05 ±2.33	27.46 ±1.73

19) повторное деление меристемоидной клетки замыкающих клеток и последующее недоразвитие замыкающих клеток и устьичных отверстий (*д*);

20) возникновение двух пар замыкающих клеток с общими побочными клетками (*е*, *ж*);

21) возникновение сближенной пары устьичных аппаратов, примыкающих друг к другу соответственно эпидермальными стенками замыкающих клеток и внешними стенками побочных клеток (*з*);

22) поперечное антиклинальное деление меристемоидной клетки замыкающих клеток и образование неполного устьичного отверстия (*и*);

23) возникновение нескольких пар замыкающих клеток, имеющих с одной стороны одну общую побочную клетку, а с другой стороны две побочных клетки (*к*);

24) сближенное образование двух устьичных аппаратов с двумя правильно ориентированными побочными клетками одной стороны и с одной общей побочной клеткой с другой стороны (*л*);

25) объединение расположнных друг над другом двух пар замыкающих клеток общей побочной клеткой (*м*);

26) сближенное образование двух устьичных аппаратов друг над другом и их смыкание внешними стенками побочных клеток (*н*, *о*);

ТАБЛИЦА 2

Изменение устьичных аппаратов, эйсодиальных отверстий, замыкающих и побочных клеток в процессе формирования галлов одиночно-бугристой формы пузырчатой головни на листьях кукурузы сорта Одесская-10 (в микронах)

Эпидерма	Устьичные аппараты	Высота устьичных аппаратов	Ширина устьичных аппаратов	Ширина эйсодиальных отверстий	Толщина внутренних тангенциальных стенок замыкающих клеток у переднего дворика	Толщина периферических тангенциальных стенок побочных клеток	Диаметр ядер побочных клеток
Верхняя	Неповрежденные	31.43 ±1.50	30.34 ±0.47	1.41 ±0.04	1.43 ±0.09	1.41 ±0.09	6.47 ±0.52
	Поврежденные	23.65 ±1.13	11.41 ±2.10	6.13 ±0.71	0.85 ±0.03	1.28 ±0.17	5.10 ±0.22
Нижняя	Неповрежденные	34.31 ±1.47	33.40 ±0.54	1.40 ±0.03	1.14 ±0.06	1.22 ±0.15	8.50 ±0.82
	Поврежденные	19.17 ±0.41	9.82 ±0.61	2.84 ±0.32	0.69 ±0.03	0.78 ±0.03	3.45 ±0.16

27) сближенное образование двух устьичных аппаратов, объединенных сверхкомплектной побочной клеткой (табл. рис. IV, *а*);

28) сближенное образование двух устьичных аппаратов, сопровождающееся деформацией их замыкающих и побочных клеток (*б*, *в*);

29) сближенное образование двух устьичных аппаратов, смыкающихся замыкающими клетками и лишенных одной побочной клетки (*г*—*е*);

30) сближенное образование трех устьичных аппаратов, два из которых объединены сверхкомплектной побочной клеткой (*ж*);

31) сближенное образование трех устьичных аппаратов, смыкающихся эпидермальными стенками замыкающих клеток и внешними стенками побочных клеток, имеющих увеличенные замыкающие клетки и деформированные побочные клетки, число которых нередко уменьшено (*з*);

32) зарастание воздушной полости, внутреннего и переднего двориков устьичных аппаратов паренхимными клетками (*и*, *к*).

Описанные выше деформации устьичных аппаратов кукурузы при пузырчатой головне не исчерпывают всего их разнообразия, но они наиболее часты.

Помимо деформаций устьичных аппаратов при пузырчатой головне изменяется и их количественный индекс. Число устьичных аппаратов на единицу площади верхней и нижней эпидермы листьев, а также и эпидермы иных органов *Zea mays* достаточно изменчиво (Eckerson, 1908; Kiesselbach, 1916; Moore, 1929; Simon-Wolcsanszky u. Molnaros, 1964; Карпенко, 1965, и др.). Вместе с тем размещение устьичных аппаратов закономерно — они формируются в особых стоматальных зонах. В процессе роста патологических новообразований, вызываемых *Ustilago maydis*, стоматальные зоны не сохраняются, так как меристемоиды замыкающих клеток в результате антиклинальных делений костальных и интеркостальных клеток смещаются относительно своего нормального положения и оказываются отделенными друг от друга бо́льшим числом клеток (10 и более), чем в неповрежденной эпидерме. Вследствие этого количество устьичных аппаратов на единицу площади эпидермы патологических новообразований оказывается во много раз меньшим, чем на единицу площади эпидермы неповрежденных органов. Так, например, в образцах неповрежденной эпидермы

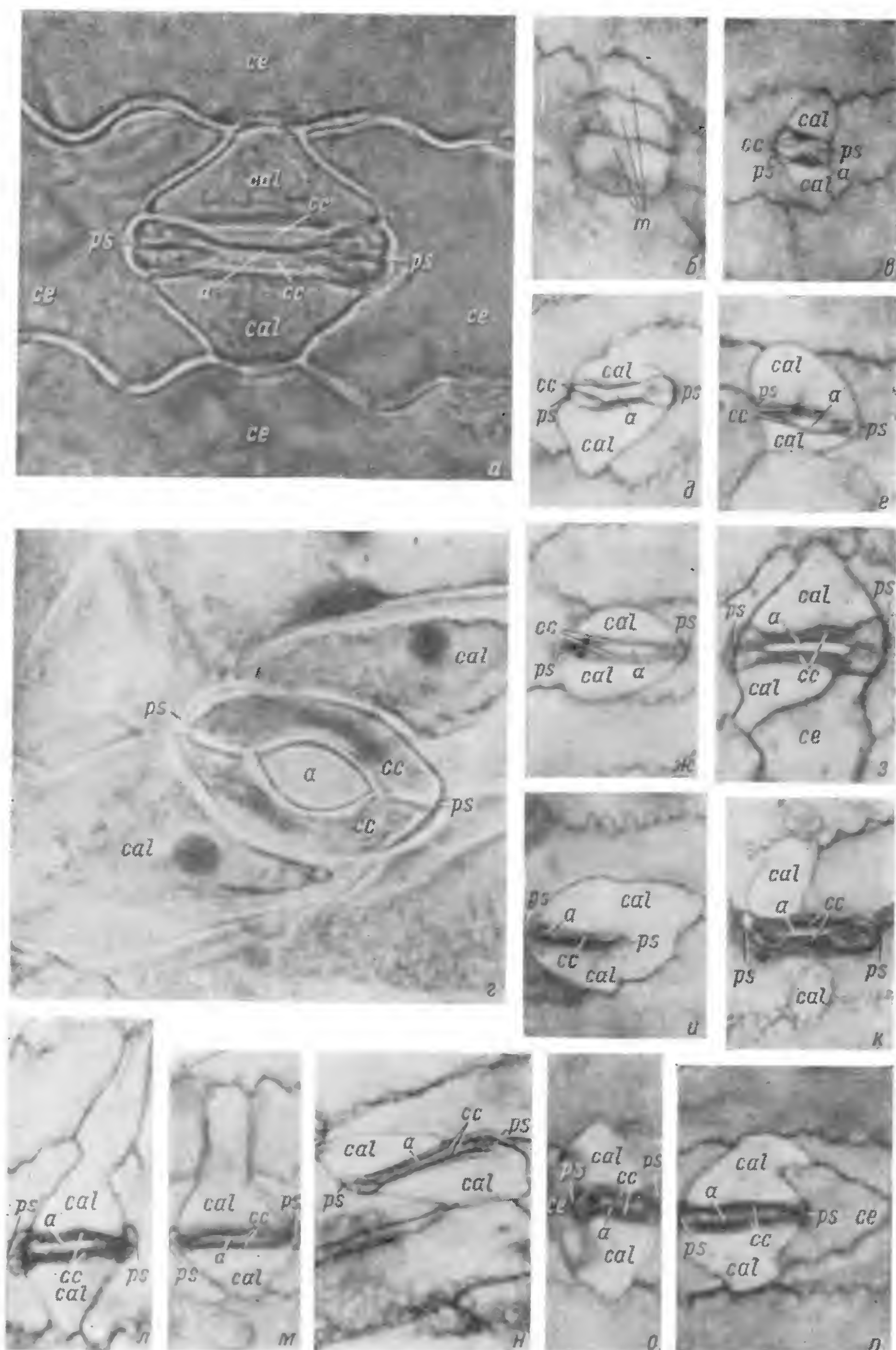


Таблица I

а — неповрежденный устьичный аппарат (увел. 400); *б* — задержка деления меристемоидной клетки замыкающих клеток и дифференциации инициалей побочных клеток (увел. 100); *в* — уменьшенный устьичный аппарат; *г* — увеличенный устьичный аппарат; *д*, *е* — изменение размеров побочных клеток соответственно верхней и нижней; *ж* — округление побочных клеток; *з* — смещение побочной клетки по отношению к замыкающей; *и* — прилегание одной побочной клетки к другой; *к* — смещение обеих побочных клеток по отношению к замыкающим; *л*, *м* — удлинение побочных клеток; *н* — вытягивание побочных клеток в противоположные стороны; *о*, *п* — искривление побочных клеток при смыкании с деформированной эпидермальной пробковой клеткой.

Примечание. Обозначения к таблицам рисунков I—IV: *cc* — cellulae claudentes — замыкающие клетки, *a* — apertura — устьичное отверстие, *m* — cellulae meristemoideae — меристемоидные клетки, *ps* — polus stomatalis — устьичный полюс, *ch* — cavitas hypostomatales — подустьичная полость, *cal* — cellulae accessoriae laterales — клетки побочные боковые, *ce* — cellula epidermalis — клетка эпидермы, *cmp* — cellulae mesophylli proliferae пролиферирующие клетки паренхимы мезофилла, *s* — spora — спора *Ustilago maydis* (DC.) Cda.

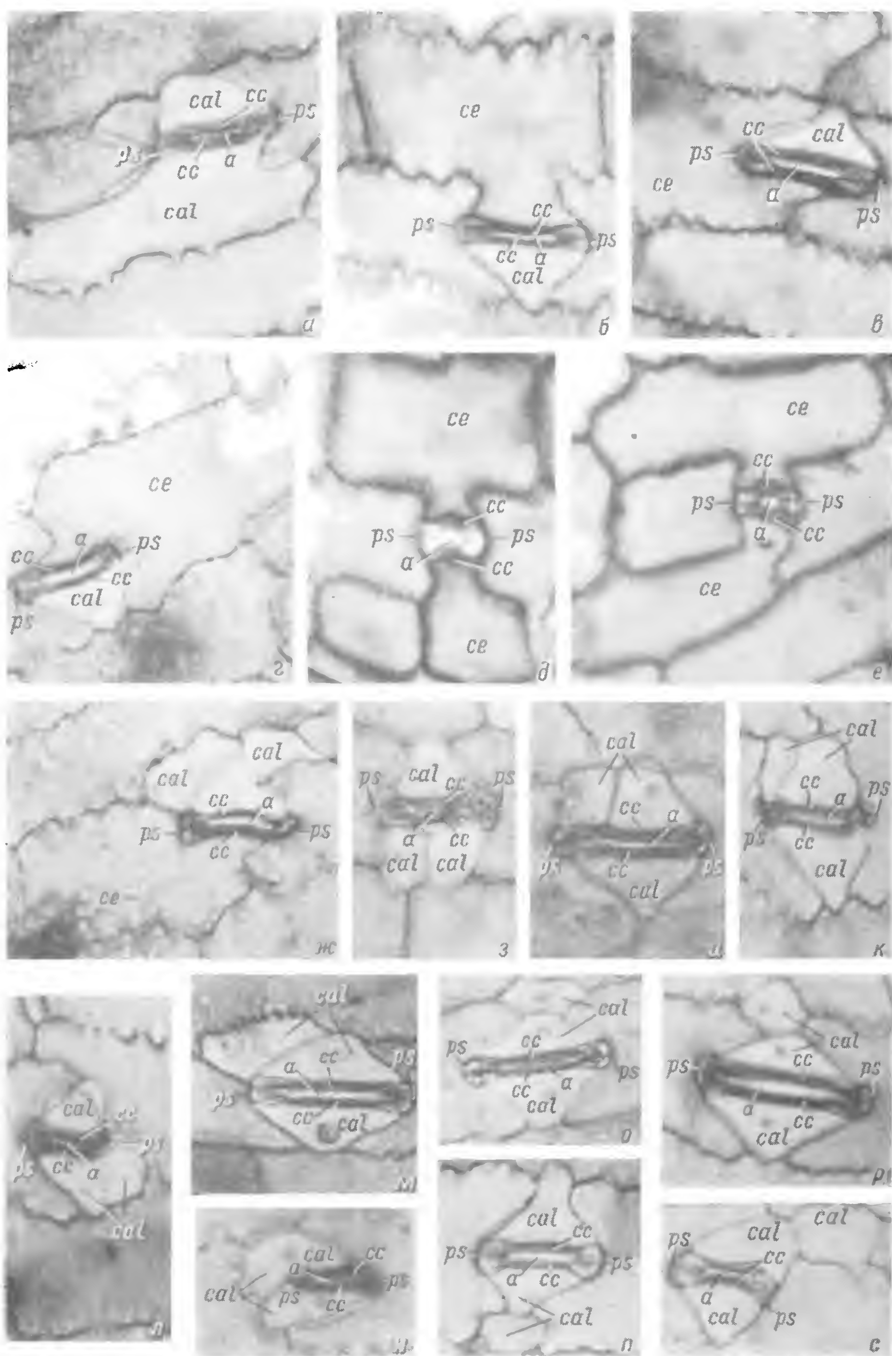


Таблица II

а—е — отсутствие одной или обеих побочных клеток; *ж* — отсутствие одной побочной клетки и удвоение другой; *з—с* — удвоение одной или обеих побочных клеток.

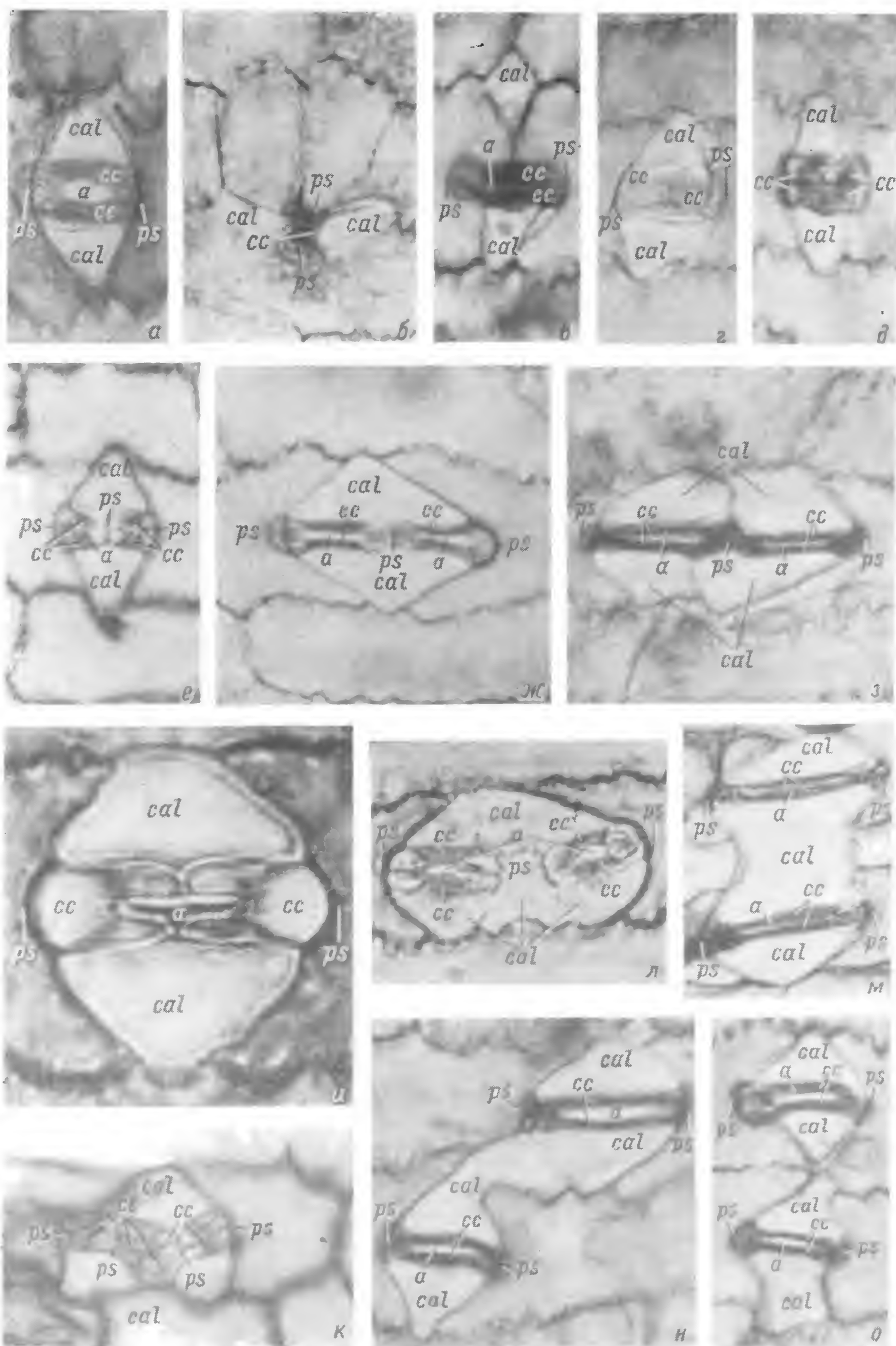


Таблица III

а — гипертрофия замыкающих клеток при правильном развитии побочных клеток; *б* — недоразвитие и деформация замыкающих клеток и устьичного отверстия и смещение и деформация побочных клеток; *в* — недоразвитие замыкающих клеток и смещение и деформация побочных клеток; *г* — задержка деления меристемоидной клетки замыкающих клеток; *д* — повторное деление меристемоидной клетки замыкающих клеток и последующее недоразвитие замыкающих клеток и устьичных отверстий; *е*, *ж* — возникновение двух пар замыкающих клеток с общими побочными клетками; *з* — возникновение сближенной пары устьичных аппаратов, примыкающих друг к другу соответственно эпидермальными стенками замыкающих клеток и внешними стенками побочных клеток; *и* — поперечное антиклинальное деление меристемоидной клетки замыкающих клеток и образование неполного устьичного отверстия (увел. 400); *к* — возникновение нескольких пар замыкающих клеток с общей верхней побочной клеткой и двумя нижними побочными клетками; *л* — сближенное образование двух устьичных аппаратов с двумя правильно ориентированными нижними побочными клетками, с общей верхней побочной клеткой и с одной смещенной побочной клеткой; *м* — объединение двух пар замыкающих клеток, расположенных друг над другом, общей побочной клеткой; *н*, *о* — сближенное образование двух устьичных аппаратов друг над другом и их смыкание внешними стенками побочных клеток.

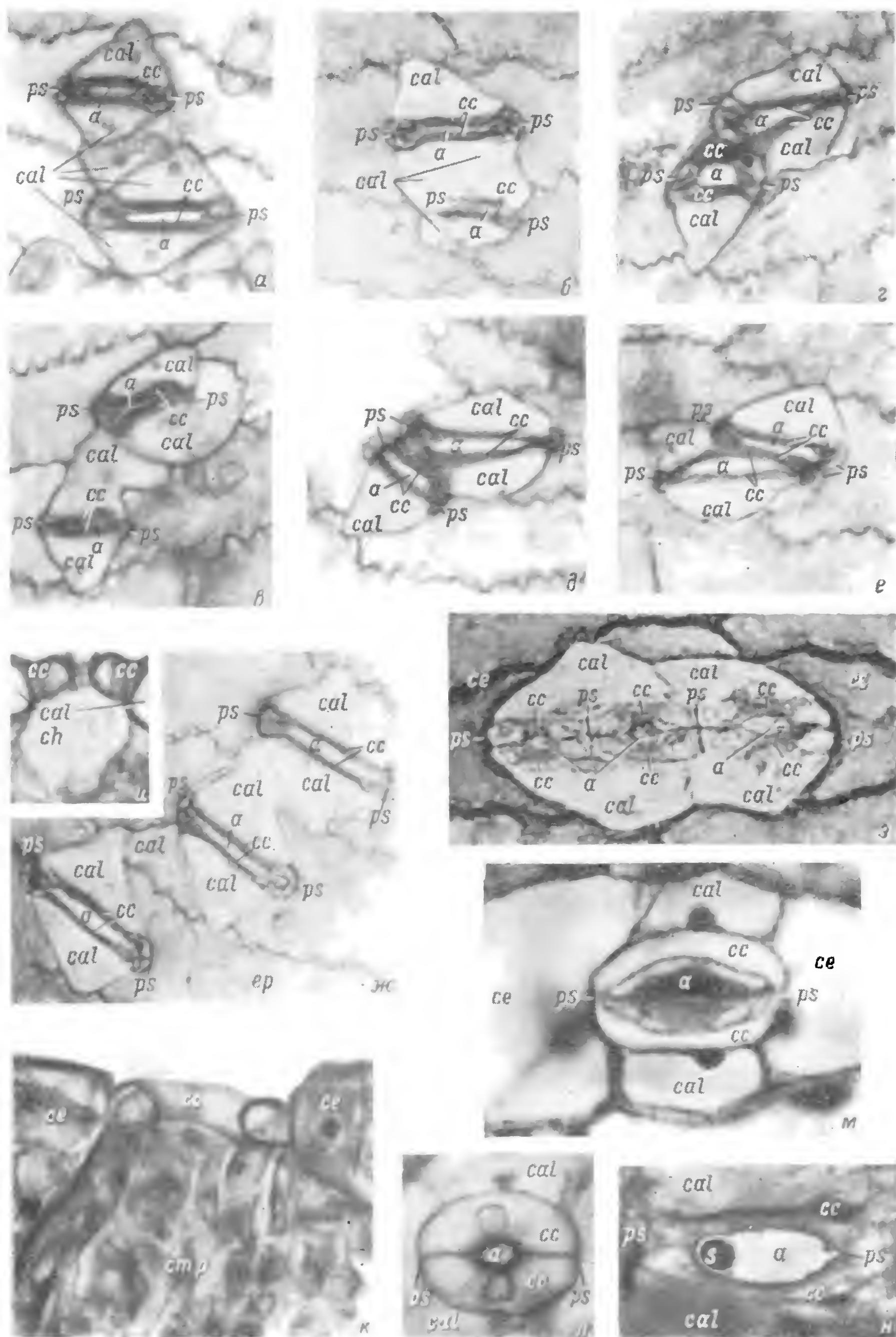


Таблица IV

а — сближенное образование двух устьичных аппаратов, объединенных сверхкомплектной побочной клеткой; *б*, *в* — сближенное образование двух устьичных аппаратов друг над другом, сопровождающееся деформацией их замыкающих и побочных клеток; *г*—*е* — сближенное образование двух устьичных аппаратов, смыкающихся замыкающими клетками и лишенных одной побочной клетки; *ж* — сближенное образование друг над другом трех устьичных аппаратов, два из которых объединены сверхкомплектной побочной клеткой; *з* — сближенное образование трех устьичных аппаратов, смыкающихся эпидермальными стенками замыкающих клеток и внешними стенками побочных клеток, число которых нередко уменьшено; *и* — поперечный разрез неповрежденного устьичного аппарата; *к* — зарастание воздушной полости, внутреннего и переднего двориков устьичного аппарата паренхимными клетками (увел. 400); *л* — сферические ядра в недифференцированных замыкающих клетках; *м* — примыкание соседних эпидермальных клеток к замыкающим и побочным клеткам наподобие дополнительных побочных клеток; *н* — спора *Ustilago maydis* (DC.) Cda. в устьичном отверстии пораженной зерновки.

ТАБЛИЦА 3

Изменение устьичных аппаратов, эйсодиальных отверстий, побочных и замыкающих клеток в процессе формирования стеблевых галлов пузырчатой головни, гибрид кукурузы Новинка-437 (в микронах)

Этапы галлогенеза	Высота устьичных аппаратов	Ширина эйсодиальных отверстий	Диаметр ядер побочных клеток	Толщина внутренних тангенциальных стенок замыкающих клеток у переднего дворика	Толщина периферических тангенциальных стенок побочных клеток
Неповрежденная эпидерма . .	24.40 ±0.47	2.06 ±0.15	5.36 ±0.22	1.96 ±0.10	1.21 ±0.03
Бластемоморфный этап	92.50 ±8.23	7.27 ±1.00	7.01 ±0.34	1.48 ±0.15	1.10 ±0.04
Каллюсоморфный этап	190.90 ±6.84	23.28 ±4.53	12.84 ±0.68	2.21 ±0.14	1.70 ±0.12
Галломорфный этап	250.33 ±12.33	20.72 ±4.24	14.23 ±1.15	1.87 ±0.21	1.51 ±0.08

верхних междоузлий сформированных стеблей кукурузы гибрида Новинка-437 количество устьичных аппаратов по отношению к общему числу эпидермальных клеток исчисляется 7%, тогда как в эпидерме стеблевых галлов на каллюсоморфном этапе их развития число устьичных аппаратов по отношению к числу других эпидермальных клеток не превышает 1%; на 1 мм^2 эпидермы междоузлий неповрежденных стеблей количество устьичных аппаратов в среднем равно 30, а в эпидерме стеблевого галла на бластемоморфном и каллюсоморфном этапах развития это число в среднем равно соответственно 7 и 2. На 1 мм^2 образцов нижней эпидермы формирующегося 6-го листа неповрежденной кукурузы сорта Одесская-10 в среднем насчитывается 31 устьичный аппарат, а на 1 мм^2 образцов верхней эпидермы — 55 устьичных аппаратов, тогда как в эпидерме галлов вытянуто-бугристой формы пузырчатой головни на каллюсоморфном этапе их развития число устьичных аппаратов уменьшено до 2—4.

Устьичные аппараты с той или иной деформацией встречаются с неодинаковой частотой. Наиболее обычны увеличенные устьичные аппараты с разросшимися тонкостенными замыкающими и побочными клетками, встречающиеся в 70—80% от их общего числа. Параметры подобных устьичных аппаратов весьма характерны (табл. 3). По размерам побочных и замыкающих клеток и эйсодиальных отверстий (табл. 4), а также по отсутствию утолщений стенок замыкающих клеток у переднего и внутреннего двориков они сходны с устьичными аппаратами колеоптиле (ср.: Pfitzer, 1870; Porsch, 1905; Rehfous, 1920а, б). Патологический характер устьичных аппаратов, подобных устьичным аппаратам колеоптиле, обнаруживается по нарушениям морфологических корреляций замыкающих и побочных клеток, по их пространственным смещениям относительно друг друга и соседних эпидермальных клеток, а также по гипертрофии ядер в разросшихся побочных клетках. Одновременное увеличение размеров побочных клеток и их ядер при пузырчатой головне может иметь ту же функциональную основу, которая проявляется при гипертрофии побочных клеток и их ядер в результате действия кариокластических ядов или же при развитии растений, принадлежащих к видам, отличающимся наличием полиплоидных рядов. У неповрежденной *Zea mays* разрастание побочных клеток и их ядер, по-видимому, непосредственно связано с превышением в них количества ядерного материала (Randolph и др., 1944). Осуществление же полиплоидии при пузырчатой головне обычно.

ТАБЛИЦА 4

Сравнение ширины эйсодиальных отверстий и высоты отдельных замыкающих клеток устьичных аппаратов колеоптиле, средней части пластинки неповрежденного шестого листа и галла одиночно-бугристой формы пузырчатой головни на галломорфном этапе развития, образовавшегося в середине пластинки шестого листа *Zea mays* сорта Одесская-10 (в микронах)

Эпидерма	Ширина эйсодиальных отверстий	Высота отдельных замыкающих клеток
Верхняя эпидерма		
Колеоптиле	7.40 ±2.00	5.82 ±0.28
Неповрежденного листа	1.73 ±0.19	2.40 ±0.25
Галла	7.25 ±0.93	6.66 ±0.23
Нижняя эпидерма		
Колеоптиле	7.40 ±0.83	7.19 ±0.83
Неповрежденного листа	1.61 ±0.08	3.19 ±0.14
Галла	7.66 ±0.60	8.07 ±0.48

Многообразные деформации замыкающих и побочных клеток при пузырчатой головне изменяют местоположение и форму их ядер не столь значительно, как воздействия токсикантов (например, KCNS, KNO_3 и т. д.) (ср.: Heller u. Resch, 1967, и др.). Ядра побочных клеток, в том числе и гипертрофированные, сохраняют свойственную им овальную форму и срединное расположение. Вытягивание и смещение их встречается нс часто. Ядра в замыкающих клетках преимущественно гантелеобразны, как это присуще им в неповрежденных устьичных аппаратах. В недпфференцированных расширенных и тонкостенных замыкающих клетках они в ряде случаев имеют сферическую, эллипсоидную или веретеновидную конфигурацию (табл. рис. I, *г*, IV, *л*).

Колебания в толщине стенок замыкающих клеток у переднего дворика и стенок побочных клеток (табл. 3), очевидно, могут быть объяснены их повторной лигнификацией и делигнификацией. Возможно, что это связано также с тем, что для молодых листьев *Poaceae* вообще характерна бо́льшая лигнификация стенок замыкающих клеток, чем для сформированных листьев, стенки замыкающих клеток которых частично делигнифицируются (ср.: Helming, 1925; Kaufmann, 1927).

Следует подчеркнуть, что элементы внешнего сходства устьичных аппаратов с разросшимися тонкостенными замыкающими и побочными клетками, возникающими у *Zea mays* при пузырчатой головне, с устьичными аппаратами некоторых однодольных и двудольных (в частности, *Coffea bengalensis* Roxb. и др.), а также изменения соседних клеток эпидермы, при которых замыкающие клетки оказываются как бы в окружении четырех побочных клеток (табл. рис. IV, *м*) (что свойственно *Scheuchzeriaceae — Arecaceae*), не могут рассматриваться в филогенетическом аспекте, например, как своего рода вариационные атавизмы. Подобные сходства имеют чисто феноменологический характер и оценивать их в связи с биогенетическим законом невозможно. При пузырчатой головне имеет место задержка развития (в ряде случаев на уровне, достигаемом устьичными аппаратами колеоптиле) и последующая деформация устьичных аппаратов еще не достигших структурно-функциональной дифференциации. Атавизмы в строении устьичных аппаратов имеют

место, но их проявление связано не с патологическими причинами, а с нормальным ходом развития. Расширение эйсодиального и опистиального отверстий устьичных аппаратов при пузырчатой головне может происходить и без разрастания замыкающих и побочных клеток, а, напротив, при уменьшении их, сопровождающемся уменьшением ядер и утончением стенок (табл. 2). Такое расширение, наблюдаемое у большинства устьичных аппаратов в эпидерме патологических новообразований, а также обычная утеря устьичными аппаратами способности закрывать отверстия в связи с необратимой деформацией побочных и замыкающих клеток имеет большое значение в патогенезе пузырчатой головни, возбудитель которой — облигатный аэроб. Для его спор, отличающихся шиповатой скульптурой и наличием стабилизирующих водный режим алканов, характерна слабая респираторная активность ($Q_{O_2} = 1$), резко возрастающая ($Q_{O_2} = 20$) при образовании ростковых трубок, хитин в оболочках которых слабо кристалличен, что, очевидно, способствует функционированию дыхательных ферментов и газообмену. Постоянное же раскрытие эйсодиального и опистиального отверстий в связи с немногочисленностью устьичных аппаратов в эпидерме патологических новообразований благоприятствует аэрации их внутренних тканей и, таким образом, развитию в них мицелия *Ustilago maydis*, требующего аэробных условий. С начала формирования патологических новообразований при пузырчатой головне дыхание их тканей повышается, в них усиливается активность дыхательных ферментов, которая может более чем в 2 раза превосходить нормальную. Усиленный газообмен, которому помимо широкого раскрытия устьичных отверстий способствует также патологическая уплощенность эпидермальных клеток всех типов и утонченность их верхних стенок и кутикулы, облегчает доступ CO_2 к мицелию, а в последующем и к сформированным спорам, стимулируя их прорастание. Возможно, что именно в связи с этим прорастание спор нередко наблюдается и в тканях новообразований, что обусловливает аутоинфекцию.

Некоторые физиологические особенности патологических новообразований, возникающие с начала их развития, также оказывают влияние на замыкающие клетки, вызывают раскрытие устьичных отверстий и препятствуют их закрытию. У неповрежденной кукурузы, как впрочем и у ряда других видов растений, эти процессы стимулируются в значительной мере повышением содержания воды (Черкавский, 1963; Raschke, 1966, и др.). В эпидерме патологически разросшихся органов *Zea mays* они также, очевидно, являются следствием характерного для них гипергидроза, связанного с накоплением в клеточном соке неорганических фосфатов, с резкой гипертрофией клеток паренхимы, с утонченностью их оболочек и с наличием в паренхиме большого количества межклетников. Объяснить гипергидроз паренхимы патологических новообразований гиперфункцией проводящей системы трудно, так как ксилемные и флоэмные элементы при галлогенезе и тератогенезе недоразвиваются или же постепенно разрушаются. Повышение содержания воды в органах кукурузы и увеличение осмотического давления в их клетках способствует усилению заражения кукурузы *Ustilago maydis* и последующему внутритканевому развитию последнего.

Не меньшее значение в деформации устьичных аппаратов при пузырчатой головне, очевидно, имеет и гиперауксиния. Вещества с ауксинной активностью ингибируют дифференциацию замыкающих клеток и нередко препятствуют раскрытию устьичных отверстий, нарушая обмен CO_2 в мезофилле и в замыкающих клетках (Bunning u. Sagromsky, 1948; Mansfield, 1967).

Широкое раскрытие устьичных аппаратов имеет существенное значение, по-видимому, и для кругооборота инфекции *Ustilago maydis* в природе, так как раскрытые устьичные отверстия могут играть роль первых ворот для высвобождения сформированных спор, количество которых в 1 $см^3$ достигает 6 биллионов и диаметр которых, чаще всего равный

8—11 микронам и варьирующий от 5 до 20 микронов, нередко меньше ширины устьичных отверстий (табл. рис. IV, *н*).

В то время как на поверхности патологических новообразований в основном встречаются увеличенные устьичные аппараты с разросшимися замыкающими и побочными клетками и с расширенными устьичными отверстиями, по краям новообразований большинство устьичных аппаратов отличается наличием закрытых устьичных отверстий или же вообще лишено их.

Вдоль границ патологических новообразований обнаруживается наибольшее разнообразие деформаций устьичных аппаратов. Преобладающее многообразие этих деформаций наблюдается при первичной форме пузырчатой головни— продуктивно-некротической эритродермии на листьях (Слепян и Каратыгин, 1968б). Эта форма отличается тем, что при ее возникновении осуществляется реакция сверхчувствительности, она четко проявляется в эпидерме, в особенности в тех ее участках, которые охвачены плезионекротической зоной распространения патологического процесса и в которых еще не произошел полный некроз тканей. В этой зоне формирующиеся устьичные аппараты подвергаются наибольшим повреждениям и в их клетках скапливается антоциан.

Заметим, что при поражении *Ustilago maydis* листьев *Zea mays* имеет место несколько большее разнообразие деформаций устьичных аппаратов на верхней эпидерме. В неповрежденной верхней эпидерме, прилегающей к зоне галлогенеза, количество спонтанно деформированных устьиц равно 7%, а в аналогичных участках нижней эпидермы оно равно 2.3%. В то же время при продуктивно-некротической эритродермии в пораженной верхней эпидерме деформируется 10.8% устьичных аппаратов, а в нижней эпидерме — 7.0%.

Характер деформаций устьичных аппаратов свидетельствует, что меристемоиды замыкающих клеток более специализированы, чем прилегающие к ним инициали, преобразующиеся в побочные клетки. Об этом (помимо типов деформаций замыкающих клеток по сравнению с типами деформаций побочных) свидетельствует и морфологическая сущность гаплохейльного способа происхождения устьичных аппаратов *Zea mays*. При гаплохейльном развитии меристемоидная клетка замыкающих клеток значительно более детерминирована, чем при синдетохейльном развитии. В первом случае она может произвести при одном единственном делении исключительно замыкающие клетки, тогда как во втором случае, поскольку число делений равно двум, также и побочные клетки. Если же индукция к делению будет достаточно сильна, то деление может стать многократным.

Большая детерминированность меристемоидных клеток замыкающих клеток и меньшая детерминированность инициалей побочных клеток *Zea mays*, очевидно, и определяет тот факт, что большинство деформаций устьичных аппаратов связано именно с последними. Лишь в редких случаях меристемоидная клетка замыкающих клеток делится дважды, но ее производные сохраняют свойственную им ориентацию относительно инициалей побочных клеток и часто далее не дифференцируются.

Сопоставление типов деформаций устьичных аппаратов *Zea mays* при развитии пузырчатой головни с деформациями устьичных аппаратов *Z. mays* при иных ее повреждениях и с деформациями устьичных аппаратов у других видов однодольных и двудольных растений позволяет прийти к выводу об их полной неспецифичности. Об этом свидетельствует весь арсенал сведений патологической стоматографии, среди которых в первую очередь необходимо обратить внимание на следующие.

1. У *Zea mays* расширение устьичных отверстий, очевидно зависимое от повышения проницаемости цитоплазмы клеток устьичных аппаратов, наблюдается при хлорозе (Василевская, 1954).

2. У *Hippeastrum* расширение устьичных отверстий является следствием изменения концентрации углеводов, взаимосвязанной с тургором

(Thielmann, 1924). Здесь можно подчеркнуть, что подобное раскрытие устьичных отверстий, в случае необратимости оказывающееся настоящей травматонастией, является, по-видимому, следствием механического шока, вызывающего резкое усиление дыхания (ср.: Williams, 1949; Stålfelt, 1959 г.). Вместе с тем расширение устьичных отверстий и их незакрытие может быть связано и с эффектом увядания, о чем свидетельствует постоянное раскрытие устьичных отверстий у вянущих мутантов томатов flc и sit и у вянущего мутанта картофеля, сохраняющееся при плазмолизе в замыкающих клетках (Tal, 1966; Waggoner a. Simmonds, 1966).

3. У *Begonia*, *Cestrum* и *Phyla* обнаружены сохраняющиеся меристемоидные клетки замыкающих клеток и замыкающие клетки без побочных клеток (Dehnel, 1961; Ahmad, 1964; Pant a. Kidwai, 1964).

4. У *Zea mays* L. образование меристемоидных клеток замыкающих клеток подавляется действием гена Rg (Mericle, 1950).

5. У *Triticum* отсутствие побочных клеток вызывается гамма-облучением (Foard a. Haber, 1961).

6. Образование замыкающих клеток без побочных описано у *Phyla nodiflora* Mickx. (Pant a. Kidwai, 1964).

7. Удвоение замыкающих клеток при сохранении двух побочных, антиклинальное разделение одной или двух побочных клеток на две клетки и периклинальное продольное разделение обоих побочных клеток на две клетки обнаружено у *Stipa neesiana* Trin. et Rupr. (Arrilaga-Maffei, 1966).

8. Увеличение числа побочных клеток наблюдается у *Convolvulus arvensis* L. (Shah, 1967).

9. У *Zea mays* L. (Pfitzer, 1870; Simon-Wolczanszky u. Molnaros, 1964), у *Gnetum* (Takeda, 1913), у *Oryza sativa* L. (Richharia a. Roy, 1961) и у *Convolvulus arvensis* L. (Shah, 1967) происходит спонтанное недоразвитие одной из побочных клеток и наблюдается примыкание к свободной замыкающей клетке соседней эпидермальной клетки. Отметим, что побочные клетки в диацитных устьичных аппаратах *Caryophyllaceae* являются в ряде случаев морфо-функционально преобразованными соседними эпидермальными клетками (Paliwal, 1966a).

10. У *Hordeum vulgare* L. образование устьичных аппаратов и отдельных побочных клеток тормозится 2-маркаптоэтанолом (Stebbins и др., 1967).

11. У *Zea mays* могут иметь место: спонтанное параллельное удвоение замыкающих клеток, продольное удвоение замыкающих клеток, объединяющихся двумя общими побочными клетками, растягивание и смещение побочных клеток и объединение сформировавшихся друг над другом двух устьичных аппаратов одной побочной клеткой, суженной в средней части (Pfitzer, 1870; Simon-Wolczanszky u. Molnaros, 1964).

12. Горизонтальное и вертикальное сближение 2—3 и большего числа устьичных аппаратов, называемых близнецами (Gumbel, 1885), известно у *Gnetum* (Takeda, 1913), у ряда видов *Brassicaceae* (Pant a. Kidwai, 1967), у *Opuntia* при вирозе (Weber u. Kenda, 1953), у *Sedum* (Sagromsky, 1949), у *Pisum sativum* L. (Wassermann, 1924), у *Silene* (Sandonella, 1967) и у многих других видов растений (Gertz, 1919; Neubauer u. Apandi, 1959). Образование устьичных аппаратов-близнецов под углом друг к другу, при котором одна пара замыкающих клеток оказывается перпендикулярной к другой паре, наблюдается у *Ephedra foliata* Boiss (Pant a. Mehra, 1964б) и *Phyla nodiflora* Michx. (Pant a. Kidwai, 1964). Скошенность устьичных аппаратов по отношению к эпидермальным клеткам обнаружена у *Gnetum* (Takeda, 1913).

13. У льна происходит уменьшение размеров устьичных аппаратов при цинковом голодании (Порохневич, 1967).

14. Возникновение четырех замыкающих клеток в устьичном аппарате обнаружено в эпидерме листьев *Tropaeolum* (C. R. B., 1891).

15. У *Phaseolus* выявлено уменьшение и расширение одной из замыкающих клеток (Wassermann, 1924).

16. У *Sempervivum* имеет место смещение стенок замыкающих клеток (Wassermann, 1924).

17. У *Tradescantia*, а также у других растений, наблюдается заполнение паренхимными клетками воздушных полостей под устьичными аппаратами (Holden, 1913; Flamm, 1923, и др.).

18. У многих растений нередко происходит спонтанная (*Lathyrus*, *Hydrangea*) и травмогенная (*Begonia*) дегенерация устьичных аппаратов, сопровождающаяся их сжатием, фрагментацией в них хлоропластов и утончением или же неравномерным утолщением их стенок (Hiller, 1884; Müller, 1893; Neubauer u. Apandi, 1959; Dehnel, 1960; Reyenga a. Karstens, 1964, и др.), причем подобная дегенерация нередко ошибочно принимается за рудиментацию.

Сопоставление перечисленных выше нарушений устьичных аппаратов с их нарушениями у *Zea mays* при пузырчатой головне свидетельствует об их единообразии и, таким образом, подтверждает неспецифичность патологических изменений замыкающих и побочных клеток, вызываемых *Ustilago maydis*. Это указывает, что деформации устьичных аппаратов неспецифичны в целом и дают возможность установить основные их морфологические категории. Очевидно, что в первую очередь все разнообразие деформаций устьичных аппаратов может быть разделено на три категории: 1) деформации побочных клеток устьичных аппаратов, 2) деформации замыкающих клеток устьичных аппаратов и 3) деформации полных устьичных аппаратов. В каждой из них отдельные случаи деформаций представляют собой результат проявления особых патоморфологических модусов, нередко сопутствующих друг другу. Основными из этих модусов являются: 1) дистопия (пространственное смещение формирующихся побочных или замыкающих клеток по отношению к плоскостям симметрии устьичного аппарата); 2) дисхрония (смещение срока возникновения и дифференцировки замыкающих и побочных клеток); 3) ателеплазия (частичное или полное морфофункциональное недоразвитие отдельных клеток устьичного аппарата или устьичного аппарата в целом, задержка развития на том или ином уровне дифференцировки, в том числе и в меристематическом состоянии); 4) дисгенезия (дефектное образование отдельных клеток устьичного аппарата или устьичного аппарата в целом); 5) гипотрофия (возникновение уменьшенных отдельных клеток устьичного аппарата или устьичного аппарата в целом, нанизм); 6) гипертрофия (возникновение увеличенных отдельных клеток устьичного аппарата или устьичного аппарата в целом, гигантизм); 7) гиперплазия (повторное деление меристемоидных клеток замыкающих клеток или инициалей побочных клеток, ведущее к образованию сверхкомплектных клеток в устьичных аппаратах); 8) полимеризация (возникновение нормально сформированных или дефектных устьичных аппаратов-близнецов; 9) эмболия (зарастание устьичных отверстий и воздушной полости пролиферирующими клетками паренхимы); 10) дегенерация (разрушение, облитерация клеток устьичных аппаратов или устьичных аппаратов в целом, вызванная патологической ситуацией или же функционально возрастная, не рудиментация); 11) склерофикация (чрезмерное одревеснение, лигнификация стенок клеток устьичных аппаратов); 12) гиперхромия (отложение в клетках устьичных аппаратов красящих веществ — антоцианов, дубильных соединений и продуктов их окисления, обычно наблюдаемое при многих инфекциях и при пузырчатой головне наиболее выраженное в случае осуществления реакции сверхчувствительности, что, возможно, взаимосвязано с ингибированием антоцианами и антоцианидинами ауксиноксидазной и ауксинсинтетазной активности пероксидазы (см.: Gertz, 1919; Neubauer u. Apandi, 1959, и др.); сколиоз или сколиостомия (искривление отдельных клеток устьичных аппаратов или же устьичных аппаратов в целом, возникающее на основе изгибания осей и плоскостей

симметрии замыкающих и побочных клеток и преобразования этих элементов симметрии в кривые линии и кривые поверхности симметрии); возникновение криволинейной симметрии устьичных аппаратов может быть следствием нарушения правильного формирования их клеток при изменении в условиях патологии ориентации митотического веретена, в частности при так называемых проксимально-дистальных митозах, а также, возможно, под влиянием патологических изменений дифференциации и формы соседних эпидермальных клеток; при искривлении побочных и замыкающих клеток устьичные аппараты теряют ромбоэдрические очертания и их симметрия обычно нарушается в направлении 2 mm—mm—0.

Обособленные выше патоморфологические модусы повреждения устьичных аппаратов *Zea mays*, очевидно, не исчерпывают полностью разнообразия их изменений, возникающих под влиянием *Ustilago maydis*, однако они отражают наиболее обычный характер повреждений устьичных аппаратов и позволяют дифференциально их анализировать. Сущность рассмотренных нарушений устьичных аппаратов убеждает, что эти нарушения можно рассматривать как настоящие клеточные аномалии и уродства, являющиеся проявлением истинной тератологической изменчивости. Аномалиями — функционально менее существенными отклонениями по сравнению с уродствами — следует считать незначительные дистопии, дисхронии, ателеплазии, гипотрофии, гипертрофии, сколиостомии, склерофикации, гиперхромии, гиперплазии побочных клеток, возникновение устьичных аппаратов-близнецов без глубоких дефектов (полимеризацию), а уродствами — полные дистопии, дисхронии, ателеплазии, склерофикации, гиперхромии и любые случаи дисгенезии, эмболии и дегенерации устьичных аппаратов.

Как следует из рассмотренных выше фактов, у *Zea mays* под влиянием *Ustilago maydis*, а также спонтанно и под действием иных причин (хлороза, эффекта гена Rg и пр.), возникают гомологичные тератологические отклонения у устьичных аппаратов. Таким образом, у *Zea mays* имеет место параллелизм тератологической изменчивости устьичных аппаратов различной этиологии. Вместе с тем подобный параллелизм, отражающий гомологичность тератологической изменчивости среди гаплохейльных и синдетохейльных устьичных аппаратов, подобно гомологической изменчивости других органов, очевидно, свойствен высшим растениям вообще. По-видимому, последовательный ряд патолого-морфологических модусов тератологической изменчивости устьичных аппаратов отображает гомологический ряд их спонтанных и индуцированных (в том числе и патогенами) тератологических изменений.

Необходимо специально подчеркнуть, что гифы *Ustilago maydis* не являются механическими индукторами тератогенеза устьичных аппаратов. Этот процесс, как и начало образования галлов, имеет скорее всего хемогенное происхождение, вызванное общими нарушениями метаболической обстановки при формировании замыкающих и побочных клеток. Подтверждением сказанному является преобладание деформированных устьичных аппаратов без гиф над устьичными аппаратами с гифами, тот факт, что заражение побочных и замыкающих клеток *U. maydis*, а также другими видами грибов, например *Puccinia sorghi* Schw., не вызывает их тератологическую деформацию.

Разнообразие тератологической изменчивости устьичных аппаратов *Zea mays*, как вызванной *Ustilago maydis*, так и имеющей иную этиологию может быть объяснено последовательностью их развития. Как установлено, формирование устьичных аппаратов у *Z. mays*, как и у иных злаков (Stebbins a. Shah, 1960), осуществляется в пять этапов: 1) этап возникновения меристемоидов замыкающих клеток, 2) этап образования двух побочных клеток посредством индукции митозов меристемоидами замыкающих клеток в боковых прилегающих к ним эпидермальных клетках, 3) этап обособления триады из двух формирующихся побочных клеток и меристемоидной клетки замыкающих клеток, 4) этап деления

меристемоидной клетки замыкающих клеток и формирования замыкающих клеток, 5) этап окончательной дифференциации двух побочных и двух замыкающих клеток. На первом этапе формирования устьичных аппаратов может иметь место задержка дифференциации меристемоидных клеток замыкающих клеток. Меристемоидные клетки могут сохраняться в сформированной эпидерме и в ряде случаев 1 или 2 раза разделиться как в случае синдетохелии. На протяжении второго этапа могут возникать удвоения побочных клеток. В течение третьего этапа может происходить искривление побочных клеток и их смещение относительно меристемоидной клетки замыкающих клеток. Во время четвертого этапа может иметь место повторное деление меристемоидной клетки замыкающих клеток, смещение и искривление образовавшихся замыкающих клеток, задержка их дифференциации и отклонения последней. На пятом этапе может нарушаться дифференциация оболочек замыкающих и побочных клеток и происходить их общая деформация. Как и при повреждении побочных и замыкающих клеток у *Stipa neesiana* Trin. et Rupr. (Arrilaga-Maffei, 1966), при повреждении этих клеток у *Zea mays* отсутствует прямая связь между типом деформации и общими размерами устьичных аппаратов. Таким образом, характер деформации последних определяется в первую очередь тремя факторами: 1) этапом стоматогенеза, на котором осуществилось патогенное воздействие; 2) сущностью этого воздействия и нанесенного им повреждения (т. е. патоморфологическим модусом); 3) числом поврежденных клеток (чаще всего 1—3). Все это свидетельствует, что условиями, определяющими способы и меру тератологической изменчивости устьичных аппаратов, являются особенности процесса их формирования и основные черты их собственного строения.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская Л. М. (1954). Изменение устьичного аппарата листьев при хлорозе. Тр. Тбилисск. бот. инст. АН ГрузССР, 16 : 137—140. — Карпенко Л. П. (1965). Элементы морфолого-анатомической характеристики листа кукурузы при различных площадях питания. В кн.: Проблемы современной ботаники, 2 : 275—278. — Кузнецова М. Н. (1967) Патологические изменения эпидермы зерновок кукурузы, пораженных *Ustilago maydis* (DC.) Cda. ДАН СССР, 176, 3 : 722—724. — Мейен С. В. (1965). О классификации дисперсных кутикул. Палеонтолог. журн., 4 : 75—87. — Мирославов Е. А. (1966). Электронномикроскопическое исследование устьиц листа ржи *Secale cereale* L. Бот. журн., 51, 3 : 446—449. — Порохневич Н. В. (1967). Изменения в строении эпидермиса листьев льна в условиях цинкового голодания. ДАН БССР, 11, 9 : 837—840. — Слепян Э. И. и И. В. Карапыгин. (1968а). Взаимоотношения гриба *Ustilago maydis* (DC.) Cda. и ткани листьев кукурузы в процессе формирования волнообразной формы пузырчатой головни. Микология и фитопатология, 2, 1 : 49—53. — Слепян Э. И. и И. В. Карапыгин. (1968б). Продуктивно-некротическая эритродермия — первичный симптом инфекции *Ustilago maydis* (DC.) Cda. на листьях *Zea mays* L. ДАН СССР. 178, 5 : 1212—1215. — Черкавский О. Ф. (1963). Некоторые особенности устьичного аппарата кукурузы. Бот. журн., 48, 5 : 751—755. — Ahmad K. J. (1964). Cuticular studies with special reference to abnormal stomatal cells in *Cestrum*. Journ. Ind. Bot. Soc., XLIII, 1 : 165—177. — Arrillaga-Maffei B. R. (1966). Anomalous stomata of *Stipa neesiana* (*Gramineae*). Can. Journ. Bot., 44, 6 : 845—846. — Brown W. V. a. S. C. Johnson. (1962). The fine structure of the grass guard cell. Amer. Journ. Bot., 49, 2 : 110—115. — Bunning E. u. H. Sagromsky. (1948). Die Bildung des Spaltoxnungsmusters in dem Blattepidermis. (Mit Anmerkungen über weitere Musterbildungen). Zeit. f. Naturf., 3b, 5—6 : 203—216. — Bulter E. J. (1918). Fungi and disease in plants : 1—547. — Campbell D. H. (1881). On the development of the stomata of *Tradescantia* and Indian corn. Amer. Nat., 15 : 761—766. — Clark D. G., H. Hecht, O. F. Curtis, J. I. Shafer. (1941). Stomatal behavior in inbred and hybrid maize. Amer. Journ. Bot., 28, 7 : 537—541. — Copeland E. B. (1902). The mechanism of stomata. Ann. Bot., XVI, LXII : 327—364. — C. R. B. (1891). An abnormal water-pore. Bot. Gaz., XVI, 8 : 235. — Dehnel G. S. (1960). Response of stomata to wounding. Bot. Gaz., 122, 2 : 124—130. — Dehnel G. S. (1961). Abnormal stomatal development in foliage leaves of *Begonia aridicaulis*. Amer. Journ. Bot., 48, 2 : 129—133. — Duval-Jouve J. (1871). Etude anatomique de l'arete des Graminees. Mem. Acad. Sci. Montpellier, VIII : 33—80. — Eckerson S. H. (1908). The number and size of the stomata. Bot. Gaz., XLVI, 3 : 221—224. — Flamm E. (1923). Zur Lebensdauer und Anatomie einiger Rhizomen. Sitzungsber. Akad. Wissensch. Wien, Math.-naturw. Kl., 1, 131 : 7—22. — Flint L. H. a. C. F. Mo-

reland. (1946). A study of the stomata in sugarcane. Amer. Journ. Bot., 33, 1 : 80—82. — Foard D. E. a. A. H. Haber. (1961). Formation of guard cells in wheat leaves during growth without cell division. Amer. Journ. Bot., 48, 6, 2 : 527. — Gertz O. (1919). Studier öfver klyföppningarnas morfologi med särskild hänsyn till deras patologiska utbildningsformer. Acta Univ. Lundensis, n. s., 15, 8 : 1—85. — Gupta S. C., G. S. Paliwal a. M. Gupta. (1965). The development of stomata in vegetative and reproductive organs of *Bupleurum tenue* Buch.-Ham. ex Don. Ann. Bot., n. s., 29, 116 : 644. — Guttenberg H. V. (1905). Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen : 1—70. — Guttenberg H. V. (1959). Die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen. Handb. d. Pflanzen-physiologie, hrsg. v. W. Ruhland. XVII, 1 : 399—414. — Gümbel W. T. (1885). Das Spreitekorn im Parallelismus mit dem Pollenkorn. Nov. Acta. Acad. caes. Leop.-Carol. not. curios., XXV, 1 : 361—448. — Heald F. D. (1926). Manual of plant diseases : 1—891. — Heller F. O. u. A. Resch. (1967). Funktionell bedingter Strukturwechsel der Zellkerne in den Schließzellen von *Vicia faba*. Planta, 75, 3 : 243—252. — Helming T. (1925). Über Verholzung der Schließzellenmembranen bei Gramineen. Ber. Dtsch. Bot. Ges., XLIII : 204—206. — Hiller G. H. (1884). Untersuchungen über die Epidermis der Blythenblätter. Jahrb. Wiss. Bot., 15 : 411—451. — Holden H. S. (1913). On the occlusion of the stomata in *Tradescantia pulchella*. Ann. Bot., XXVII, CVI : 369—370. — Inamdar J. A. (1968). Stomatal ontogeny in *Habenaria marginata* Coleb. Current Sci., 37, 1 : 24—25. — Kaufmann K. (1927). Anatomie und Physiologie der Spaltöffnungsapparate mit verholzten Schliesszellmembranen. Planta, 3, 1 : 27—59. — Kiesselbach T. A. (1916). Transpiration as a factor in crop production. Res. Bul. Nebrasca. Agr. Exp. Sta., 6 : 1—214. — Knowles E. L. (1889). A study of the abnormal structures induced by *Ustilago zeae mays*. Journ. Mycology, 5, 1 : 14—18. — Leveille J. H. (1839). Recherches sur le developpement des Uredinees. Ann. Sci. Nat., P., 2 ser., bot., 11 : 5—16. — Luck H. B. u. J. Luck. (1958). Entwicklungsmechanische Untersuchungen an Epidermiszellen. I. Einleitende Studien zur Anatomie von Gramineen-spaltöffnungen. Phyton, 11, 1 : 39—51. — Mansfield T. A. (1967). Stomatal behaviour following treatment with auxin-like substances and phenylmercuric acetate. New Phytol., 66, 3 : 325—330. — Meidner H. (1962). The minimum intercellular-space CO_2 — concentration (Г) of maize leaves and its influence on stomatal movements. Journ. Exp. Bot., 13, 38 : 284—293. — Mericle L. W. (1950). The developmental genetics of the Rg mutant in maize. Amer. Journ. Bot., 37, 2 : 100—116. — Mohl H. (1856). Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengung der Spaltöffnungen ?. Bot. Zeit., 14, 40—41 : 697—704, 713—721. — Moore R. H. (1929). Cell specialization in the epidermis of maize. MS Thesis. Univ. Oklahoma. — Müller L. (1893). Grundzüge einer vergleichender Anatomie der Blymmenblätter. Verh. Leopold. Carol. Dtsch. Akad. Naturf., 59 : 1—356. — Neubauer N. F. u. A. Apandi. (1959). Über Regelmäßikeiten in der Entwicklung und über Mißbildungen des Spaltöffnungsapparates. Protoplasma, L, 2 : 290—296. — Paliwal G. S. (1966a). Structure and ontogeny of stomata in some *Caryophyllaceae*. Phytomorphology, 16, 4 : 533—539. — Paliwal G. S. (1966б). Structure and ontogeny of stomata in some *Acanthaceae*. Phytomorphology, 16, 4 : 527—532. — Pant D. D. a. P. Kidwai. (1964). On the diversity in the development and organization of stomata in *Phyla nodiflora* Michx. Curr. Sci., 33, 21 : 653—654. — Pant D. D. a. P. F. Kidwai. (1967). Development of stomata in some *Cruciferae*. Ann. Bot., 31, 123 : 513—521. — Pant D. D. a. B. Mehra. (1964a). Ontogeny of stomata in some *Ranunculaceae*. Flora, 155, 1 : 179—188. — Pant D. D. a. B. Mehra. (1964б). Epidermal structure and development of stomata in *Ephedra foliata* Boiss. New. Phytol., 63, 1 : 91—95. — Pant D. D. a. B. Mehra. (1965). Ontogeny of stomata in some *Rubiaceae*. Phytomorphology, 15, 3 : 300—310. — Pfitzer E. (1870). Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen. Jahrb. Wiss. Bot. (1869—1870), 7 : 532—587. — Porsch O. (1905). Der Spaltöffnungsapparat in Lichte der Phylogenie. Ein Beitrag «Phylogenetischen Pflanzenhistologie» : 1—196. — Prat H. (1948). General features of the epidermis in *Zea mays*. Ann. Missouri Bot. Gard., XXXV, 4 : 341—351. — Randolph L. F., E. C. Abbe a. J. Einset. (1944). Comparison of shoot apex and leaf development and structure in diploid and tetraploid maize. Journ. Agric. Res., 69, 2 : 47—76. — Raschke K. (1965). Die Stomata als Glieder eines schwingungsfähigen CO_2 — Regelsystems. Experimenteller Nachweis an *Zea mays* L. Zeit. für Naturforschung, 20b, 12 : 1261—1270. — Raschke K. (1966). Die Reaktionen des CO_2 — Regelsystems in den Schliesszellen von *Zea mays* auf weisses Licht. Planta, 68, 2 : 111—140. — Raschke K. (1967). Der Einfluß von Rot- und Blaulicht auf die Offnungs — und Schließgeschwindigkeit der Stomata von *Zea mays*. Die Naturwissenschaften, 54, 3 : 72—73. — Rehfous L. (1917). Etude sur les stomates. These Fac. Sci. Inst. Bot. Univ. de Geneve, 9 ser., VI, 605 : 1—110. — Rehfous L. (1920a). De l'action de conditions extremes sur la structure du stomate du *Zea mays*. Bull. Soc. Bot. Geneve, 2, ser., XII : 110—121. — Rehfous L. (1920б). Recherches experimentales sur la morphogenese des stomates. Bull. Soc. Bot., Geneve, 2, ser., XII : 93—109. — Reyenga T. W. a. W. K. H. Karstens. (1964). Changes in the epidermal pattern of the sepals of *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) DC., «Otaksa» in their successive growth phases, formation of new stomata, disintegration of old stomata. Acta Bot. Neerl., 13, 3 : 340—351. — Richharia R. H. a. J. K. Roy. (1961). Observations on stomata in coleoptile of *Oryza sativa* L. Curr. Sci., 30, 1 : 30—31. — Sagromsky H. (1949). Weitere Beobachtungen zur Bildung des Blattepidermis. Zeit. für Naturforschung, 4b, 6 : 360—367. — Schwendener S.

(1882). Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsber. d. Königl. Preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin (1881) : 833—866. — Schwendener S. (1889). Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen. Sitzungsber. Konigl. preuss. Akad. Wissensch. zu Berlin, VI : 65—79. — Setterfield G. (1957). The structure of guard-cell walls in *Avena* coleoptile. Can. Journ. Bot., 35, 5 : 791—793. — Shah G. L. (1967). Stomatal development in *Convolvulus arvensis* L. Proc. Indian Acad. Sci., B, 66, 6 : 237—242. — Shimshi D. (1963). Effect of soil moisture and phenylmercuric acetate upon stomatal aperture, transpiration, and photosynthesis. Pl. Physiol., 38, 6 : 713—721. — Shimshi D. (1967). Leaf chlorosis and stomatal aperture. New. Phytol., 66, 3 : 455—461. — Simon-Wolczansky E. u. I. Molnaros. (1964). Der Aufbau der Maisepidermis, die Veränderungen ihrer Spaltöffnungszahl unter der Wirkung der ökologischen Faktoren. I. Acta Bot. Akad. Sci. Hung., X, 3—4 : 350—368. — Stålfelt M. G. (1959). Sonstige Reizreaktionen der Spaltöffnungen. Hdb. Pflanzenphysiologie, hrsg. v. W. Ruhland, XVII, 1 : 465—471. — Stebbins G. L. a. S. K. Jain. (1960). Developmental studies of cell differentiation in the epidermis of monocotyledons. 1. *Allium*, *Rhoeo*, and *Cammelina*. Developm. biol., 2, 5 : 409—426. — Stebbins G. L. a. S. S. Shah. (1960). Developmental studies of cell differentiation in the epidermis of Monocotyledons. II. Cytological features of stomatal development in the *Gramineae*. Developm. biol., 2, 6 : 477—500. — Stebbins G. L., S. S. Shah, D. Jamin a. P. Jura. (1967). Changed orientation of the mitotic spindle of stomatal guard cells divisions in *Hordeum vulgare*. Amer. Journ. Bot., 54, 1 : 71—80. — Takeda H. (1913). Development of the stoma in *Gnetum gnemon*. Ann. Bot., XXVII, CVI : 365—366. — Tal M. (1966). Abnormal stomatal behavior in wilty mutants of tomato. Pl. Physiol., 41, 8 : 1387—1391. — Thielmann M. (1924). Über Kulturversuche mit Spaltöffnungszellen. Ber. Dtsch. Bot., Ges., XLII : 429—433. — Waggoner P. E. a. N. W. Simmonds. (1966). Stomata and transpiration of droppy potatoes. Pl. Physiol., 41, 8 : 1268—1275. — Wassermann J. (1924). Beiträge zur Kenntnis der Morphologie der Spaltöffnungen. Bot. Arch., V, 1—2 : 26—91. — Weber F. u. G. Kenda. (1953). Stomata-Anomalie von *Opuntia*-Virusträgern. Öster. Bot. Z., 100, 1—2 : 153—159. — Williams W. T. (1949). Studies on stomatal behaviour. III. The sensitivity of stomata to mechanical shock. Ann. Bot., n. s., XIII, 51 : 309—327. — Zandonella P. (1967). Stomates des nectaries floraux chez les Centrospermales. Bull. Soc. Bot. Fr., 114, 1—2 : 11—20.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 26 I 1970).

SUMMARY

Ustilago maydis (DC.) Cda. causes obvious teratological abnormalities of the stomatal apparatuses in *Zea mays* L.: distopy, dischrony, ateleplasy, disgenesy, hypotrophy, hypertrophy, hyperplasy, polymerization, emboly, degeneration, sclerophication, hyperchromy and scoliostomy. All types of teratogenesis of the stomatal apparatus are non specific and affect functionally the pathogenesis of the corn smut.

УДК 582 : 001.4 : 582.951 : 519.24/.27

Р. Л. Берг и Л. Д. Колосова

КОРРЕЛЯЦИОННЫЕ ПЛЕЯДЫ ПРИЗНАКОВ У *VERONICA SERPYLLIFOLIA* L., *V. CHAMAEDRYS* L. И *V. KRYLOVII* SCHISCHK.

R. L. BERG AND L. D. KOLOSOVA. CORRELATION PLEIADES OF CHARACTERS IN *VERONICA SERPYLLIFOLIA* L., *V. CHAMAEDRYS* L. AND *V. KRYLOVII* SCHISCHK.

Изучены изменчивость и взаимные корреляции размеров вегетативных органов и частей цветка у трех видов вероник. Размеры листьев, стеблей и соцветий у всех трех видов образуют функциональные корреляционные плеяды. Структура плеяд цветка зависит от особенностей опыления данных видов растений. Сходство в структуре плеяд цветка трех видов вероник является следствием сходства в способах опыления, а нечеткая структура плеяд цветков — следствием многообразия способов опыления — сочетанием неспецифической энтомофилии, анемофилии и самоопыления.

Существование автономных признаков и целых групп признаков, объединенных между собой корреляционными связями, впервые было отмечено на зоологических объектах (Алпатов и Тюнин, 1926; Terentjev, 1931; Kerkis, 1931). Наличие корреляций лишь в пределах комплексов признаков при отсутствии корреляций между признаками разных комплексов П. В. Терентьев (1931, 1959, 1960) и назвал корреляционными плеядами. У растений корреляционные плеяды найдены Р. Л. Берг (1956, 1958, 1959а, 1964а, б; Berg, 1959б, 1960). Была поставлена задача установить механизм отбора, ответственный за возникновение высших степеней стабильности, вскрыв приспособительный смысл стандарта и выявив фактор среды, осуществляющий браковку. Следовало сопоставить степень стабильности признака с особенностями жизни вида. Необходимо было наметить экологические ряды. Объектом работ служили неспецифические и специфические энтомофилы, анемофилы и самоопылители. Корреляционные плеяды выделены в пределах цветков у растений, имеющих узкий в таксономическом отношении круг переносчиков пыльцы. Для успешного переноса пыльцы с одного цветка на другой необходим узкий размах изменчивости и согласованность друг с другом размеров тех частей цветков, которые осуществляют строгую локализацию пыльцы на теле насекомого — переносчика пыльцы. Сопоставление характера корреляционных зависимостей и размаха изменчивости разных частей растения друг с другом и с особенностями экологии позволяет вскрыть механизм отбора, ответственный за образование корреляционных плеяд. Стандарт размеров и независимость частей цветка от условий среды и от других частей того же растения у специфических энтомофилов — результат стабилизирующего отбора, осуществляемого насекомыми.

В работах Берг получена относительно ясная и простая структура плеяд, так как были подобраны виды растений со специализированным способом опыления, т. е. такие, у которых резко преобладает один из способов опыления. Взаимоотношения цветка с общими размерами растения выражались набором небольшого числа коэффициентов корреляций. Ана-

лиз корреляционных плеяд должен быть детализован с учетом большого набора измеряемых признаков и сложности экологических ситуаций.

В последнее время многими авторами (Grant, 1950; Hagerup, 1951; Первухина, 1967, 1970) все больше и больше подчеркивается сложность проблемы опыления как современных покрытосеменных, так, возможно, и их предков. В эволюции большинства покрытосеменных выработалась смена во времени и сочетание в пространстве различных способов опыления.

Задача этой работы состоит в том, чтобы на примере видов *Veronica* вскрыть экологические и филогенетические причины образования корреляционных плеяд методом сопоставления изменчивости и степени автономности различных органов растений с экологическими и морфологическими особенностями видов и с их таксономическим положением.

Экологическая интерпретация корреляционных плеяд может быть дана только в результате вдумчивого анализа связи структуры плеяд с таксономическим положением видов растений. Сравнение корреляционных структур близкородственных форм (видов, обычно видов одного рода) может служить и для целей таксономического анализа (Любищев, 1963; Шмидт, 1963, 1964; Авена, 1969; Смирнов, 1969). Таксономическое положение вида в значительной степени отражает экологические ситуации, существовавшие ранее, причем это касается и способа опыления. Анализ межплеядных и внутриплеядных связей с учетом экологии опыления и таксономических отношений позволит связать процессы формирования плеяд с филогенетическими отношениями в роде *Veronica*.

У видов рода *Veronica* мы находим большое разнообразие в строении цветков и соцветий и соответственно различные способы опыления. У вероник зигоморфные цветки, расположенные по одному в пазухах листьев, или собранные в соцветия-кисти. Есть виды с короткой, со средней и с длинной трубочкой венчика. Общепризнано, что основное направление эволюции цветка идет в сторону уменьшения числа, фиксации положения и усиления специализации его частей. Сростнолепестность венчика, следовательно, образование и удлинение трубок является филогенетически более продвинутым признаком. Можно предполагать, что эволюция цветка в роде *Veronica* идет по пути увеличения трубочки венчика. Однако, по мнению многих авторов (Вульф, 1914; Saunders, 1934; Lehmann, 1940; Yamazaki, 1957), эволюционные изменения в роде направлены в сторону уменьшения трубочки венчика. Такое положение служит доказательством нетривиальности эволюционных преобразований в роде, связанных, вероятно, со сложностью экологии опыления. Олигомеризация частей цветка у вероник довольно значительная; 4-, редко 5-членный околоцветник, всего две тычинки и один пестик. Эти признаки вместе с довольно яркой окраской цветков и наличием нектарников, лежащих у основания завязи в трубочке, свидетельствуют о роли специфической энтомофилии в эволюции цветка у видов рода *Veronica*.

Эмбриологические исследования ряда авторов (Мешкова, Антипова, 1966; Антипова 1967; Афанасьева, 1968) свидетельствуют, что форма и величина пыльцевых зерен у ряда вероник типична для энтомофилов.

Этими же авторами обнаружены внутривидовые различия размеров пыльцевых зерен у *V. serpyllifolia*, *V. chamaedrys* и *V. sibirica* L. Присутствие мелких и более крупных пыльцевых зерен у этих видов указывает на полиплоидию. Кратными числами хромосом характеризуются как виды короткотрубчатых, так и длиннотрубчатых вероник.

Полиплоидия, как известно (Muller, 1925; Darlington a. Mather, 1952; Darlington, 1953; Stebbins, 1957, обзор см. Бреславец, 1963), плохо сочетается с перекрестным оплодотворением и опылением. Полиплоидия нарушает стандарт размеров частей цветка и специфические энтомофилы могут стать на путь увеличения числа наборов хромосом, если для них не исключены предшествующим ходом событий смена способа опыления или переход к вегетативному размножению. Полиплоидия сама благоприятствует образованию комплекса тех свойств, с которыми она совместима.

Она способствует удлинению цикла развития и превращению однолетников в многолетники с их склонностью к вегетативному размножению, способствует разрушению генетической системы самонесовместимости и тем самым переходу к самоопылению.

У видов рода *Veronica*, как, по всей вероятности, у видов многих других растений, полиплоидия препятствовала узкой специализации по способам опыления.

Основываясь на строении цветка и соцветия у представителей рода вероник, с их разнообразными способами опыления, растущих в условиях крайнего увлажнения и большой сухости, являющихся компонентами хвойных и лиственных лесов, степей и альпийских лугов, мы предполагаем, что эволюция разных видов шла от специфической энтомофилии к неспецифической, к анемофилии и к самоопылению, которое могло осуществляться с помощью насекомых.

В соответствии с условиями обитания и утратой специфического переносчика пыльцы изменялись цветки и соцветия, причем изменения разных видов могли идти в прямо противоположных направлениях. Приспособление к влажным местообитаниям сопровождалось увеличением размеров цветка, укорочением трубочки венчика, частичным возвратом к актиноморфизму. Проникновение в более ксерофитные условия потребовало образования плотных соцветий, насчитывающих десятки, а у некоторых видов сотни цветков, уменьшения размеров цветков, удлинения их трубочек. Соцветия этих длиннотрубчатых вероник стали функционировать как единица опыления, приближаясь в этом функциональном отношении к корзинкам сложноцветных. Трубочка венчика перестала быть орудием локализации пыльцы на теле насекомого-транспортировщика, сохранив свою функцию резервуара, и нектар, не утратив свое назначение приманки, превратился в увлажнитель.[1]

Мы предполагаем, что как приспособление к влажным условиям, так и завоевание сухих областей сопровождалось утерей специфической энтомофилии, увеличением разнообразия способов опыления, утратой механизма строгой локализации пыльцы на теле насекомого-переносчика, а значит и утратой стандарта и независимости размеров цветка. По-видимому, нет видов вероник, которые не совмещали бы приспособлений к самым разнообразным способам опыления. Как считает Н. В. Первухина (1970), наличие нескольких способов опыления не является переходом от одного типа к другому или возвратом к исходному типу. Совмещение разнообразных способов опыления является тонким механизмом, построенным по принципу множественного обеспечения или ароморфозом (Северцов, 1934; Шмальгаузен, 1946 г., 1969).

Корреляционные плеяды характерны для растений-перекрестников, использующих в качестве транспортировщиков пыльцы узкий в таксономическом отношении круг насекомых. Не застанем ли мы у видов рода *Veronica* корреляционные плеяды в процессе их разрушения?

Материал и методика

Исследованы два вида вероник из секции *Chamaedrys* Griseb.: *Veronica chamaedrys* L. и *V. krylovii* Schischk. и один вид из секции *Veronica*, *V. serpyllifolia* L. Это многолетние растения, типичные мезофиты, с билатерально-симметричными зигоморфными цветками, колесовидными венчиком с короткой трубкой. У первых двух видов цветки яркие, голубые и довольно крупные. Собраны они в рыхлые кистевидные соцветия, выходящие по 2—4 из пазух верхних листьев. У *V. serpyllifolia* верхушечное соцветие с невзрачными мелкими, чуть голубоватыми цветками. У всех трех видов цветки в соцветиях распускаются постепенно от основания к верхушке. У вероник из секции *Chamaedrys* одновременно цветут $^2/_3$ или $^3/_4$ цветков соцветия; у *V. serpyllifolia* — 3—4 цветка.

---

[1] Существует уже много доказательств, что нектарники играют определенную роль в жизнедеятельности цветка вне связи с опылением (Карташова, 1957 г., 1965; Карташова, Цитленок, 1968; Карташова и др., 1968; обзор литературы, посвященной значению нектарников в жизнедеятельности растений, см. Карташова, 1965 и Первухина, 1970 : 42—46).

Промеры проведены на 55 растениях каждого вида по 20 признакам, из которых 14 — признаки цветка. Мы составляли список признаков так, чтобы признаки, образующие одну функциональную группу, стояли рядом. Такая аранжировка позволяет выявлять плеяды там, где они есть, и сравнивать корреляционные зависимости аналогичных структур у видов, отличающихся как по экологическим особенностям, так и по таксономическому положению.

Список признаков: 1) высота стебля в мм (от основания до соцветия или до верхушки стебля, если соцветия боковые); 2) толщина стебля (8×1); 3) длина самого большого листа в мм; 4) ширина этого же листа в мм; 5) число цветков в наибольшем соцветии; 6) длина наибольшего соцветия в мм; 7) длина большего (нижнего) зубца чашечки (8×1); 8) ширина его (8×2); 9) длина меньшего (верхнего зубца чашечки (8×1); 10) ширина его (8×2); 11) длина трубочки венчика (8×2); 12) диаметр трубочки венчика (8×2); 13) длина большего (верхнего) лепестка (8×1); 14) ширина его (8×1); 15) длина меньшего (нижнего) лепестка (8×1); 16) ширина его (8×1); 17) длина тычиночной нити (8×1); 18) длина пестика (8×1); 19) длина пыльника (8×2); 20) ширина пыльника (8×2).

Промеры 1, 3, 4, 6-го признаков проводились с помощью линейки с точностью до 1 мм. Промеры же остальных признаков проведены под бинокуляром МБС-1 с помощью окулярмикрометра при увеличении (8×1) или (8×2) в зависимости от величины измеряемого органа и с точностью до одного деления окулярмикрометра (0.1 мм при увеличении 8×1, 0.05 мм при увеличении 8×2). Для измерения брали самое большое соцветие и самый нижний цветок из цветущих. Соцветия брались на одной стадии цветения — расцветшие до половины. Выбранные нами виды вероник вели себя как протерандричные. Готовность рыльца к приему пыльцы проверялась с помощью реакции Робинсона (Карташова, 1965). На цветке с рыльцем, готовым к приему пыльцы, и проводились все измерения. Но у такого цветка уже нельзя измерить пыльники, так как они скручены и большая часть пыльцы высыпалась. Поэтому длину и ширину пыльника измеряли у другого, еще не совсем распустившегося цветка, у которого один пыльник уже растрескался.

Все три вида вероник собраны в окрестностях г. Новосибирска в долине р. Зырянки. Выбранные нами популяции близких видов *V. chamaedrys* и *V. krylovii* отличались временем цветения и занимали различные стации. Нам неизвестно, могут ли скрещиваться друг с другом эти виды, но поскольку межвидовая гибридизация у вероник встречается (Graze, 1933; Raitanen, 1967), то следует при сборе материала принимать это во внимание.

Популяция вероники Крылова занимает опушку березового редколесья и склон над поймой р. Зырянки. Травостой здесь довольно низкий и редкий. Во время цветения растения выходят в первый ярус, а их соцветия часто возвышаются над травостоем, что характерно для анемофилов.

Популяция вероники дубравной обитает в самой пойме р. Зырянки. Здесь травостой очень низкий и довольно густой. Соцветия этого вида не выходят за пределы первого яруса. Растет вероника дубравная не поодиночке, как предыдущий вид, а большими куртинами, так как способна образовать множество боковых побегов от корневища и даже давать ползучие побеги (Голубев, 1961).

Места произрастания вероники тимьянолистной значительно отличаются от условий произрастания двух предыдущих видов. Маленькие растеньица этого вида растут обычно во втором или даже в третьем ярусе травостоя на газонах, вдоль дорог и тропинок и часто в мелкой проточной воде. Для переноса пыльцы этого вида вероятно достаточно покачивания растений. Популяция вероники тимьянолистной, из которой мы брали особи для измерений, расположена довольно далеко от популяций двух предыдущих видов.

Результаты измерения обработаны В. Д. Широковым, сотрудником Вычислительного центра Агрофизического института ВАСХНиЛ, на ЭВМ БЭСМ-4 по программам факторного и регрессионного анализа, составленным Т. П. Кистер и О. М. Калининым с учетом нужд данной работы. Всем им выражаем глубокую благодарность за квалифицированную помощь в работе.

Мерилом изменчивости и соответственно стабильности признака служит коэффициент вариации *V*, мерилом же независимости или количественным выражением степени связи служит коэффициент корреляции *r*. С помощью этих величин и будем сравнивать изменчивость одного и того же признака у разных видов растений и разных признаков в пределах вида. Эти величины позволяют количественно оценивать степень связи каждого признака с другими признаками организма, т. е.

устанавливать определенную степень устойчивости системы, где системой может быть как отдельный признак, так и группа признаков.

При $P=0.95$ и величине выборки $n=55$ достоверными будут коэффициенты корреляции, значения которых не менее 0.27 (Урбах, 1964). В дальнейшем нам будет важно учитывать и количественные величины связей. Для этого все коэффициенты корреляции от 0.27 до 0.97 (0.97 — самый большой коэффициент корреляции, который встретился у нас в работе) разбиваем на три равных класса: 1, 2, 3 в порядке возрастания. Недостоверные коэффициенты корреляции отнесем к одному классу, обозначив его знаком 0. $r<0.27$ — 0; 0.27—050 — 1; 0.51—0.74 — 2; 0.75—0.97 — 3. В табл. 2, 3, 4 в корреляционных матрицах проставлены не реальные значения коэффициентов, а номера классов, к которым они относятся. Значения нулевого класса в таблицах не проставлены.

Результаты

Изменчивость. Изменчивость размеров стебля, листьев, соцветия и цветка вероник показана в табл. 1. У всех трех видов значения коэффициентов вариации первых шести признаков — размеров стебля, листьев и соцветия — больше коэффициентов вариации размеров частей цветка. Особенно велики значения коэффициентов вариации размеров соцветий (признаки 5 и 6 в табл. 1). При оценке изменчивости размеров соцветия следует учесть, что измеряются они не в конечной фазе роста. Соцветия удлиняются не только в период цветения, но и при образовании плодов.

Широкий размах изменчивости общих размеров растения позволяет ему произрастать в разнообразных экологических условиях. На широкий размах изменчивости вегетативных органов под влиянием внешних условий и на жесткость генотипического контроля признаков цветка указывают многие авторы (Stebbins, 1957; Берг, 1964а, б; Авена, 1969). Объектом стабилизирующего отбора являются цветки в особенности их трубчатые и нитчатые части — главные участники процесса локализации пыльцы на теле насекомого. Длина трубочки венчика, длина тычиночной нити и длина столбика (признаки 11, 17 и 18) и у вероник характеризуются наименьшим размахом изменчивости.

Корреляционные плеяды. Мы заранее определили не только набор, но и последовательность признаков по функциональному принципу, и в полученных после обработки корреляционных матрицах, представленных в табл. 2, 3 и 4, совокупности признаков, корреляции внутри которых нас больше всего интересуют, оказываются сгруппированными вместе. К первой — вегетативной — группе относятся размеры стебля, листьев и соцветий (признаки 1—6), а ко второй — репродуктивной — размеры цветка (признаки 7—20). Как видно из корреляционных матриц, такое деление вполне оправдано. Здесь налицо большое количество достоверных корреляций между признаками каждой группы и почти полностью отсутствуют достоверные корреляции между признаками разных групп. Для выделения плеяд внутри функциональных групп примем условно, что плеядой будем считать такую группу признаков, где имеется 2/3 достоверных коэффициентов корреляций из всех возможных связей.

V. chamaedrys. В первой функциональной группе (1—6 признаки в табл. 2) из 15 возможных связей имеется 12 достоверных коэффициентов корреляции всех трех классов. Выделяем эти признаки в корреляционную плеяду.

В репродуктивной функциональной группе, включающей признаки цветка (признаки 7—20 в табл. 2), из 91 возможной связи существует только 36. Размеры трубочки венчика — 11 и 12 признаки — почти не коррелированы с остальными размерами цветка. Поэтому здесь выделяем две корреляционные плеяды. Одна объединяет размеры чашечки (признаки 7—10 в табл. 2), где существуют все связи из возможных, а вторая — размеры венчика, тычинки и пестика (признаки 13—18 в табл. 2), где также присутствуют все связи. В обеих плеядах преобладают коэффициенты корреляции первого и второго классов. И остаются единичные корреляции между плеядой чашечки и плеядой венчика. Таких межпле-

ТАБЛИЦА 1

Значения средних (*M*) и коэффициентов вариации (*V*)[1] для трех видов вероник

Номер признака	*V. chamaedrys*		*V. krylovii*		*V. serpyllifolia*		Номер признака	*V. chamaedrys*		*V. krylovii*		*V. serpyllifolia*	
	M	*V*	*M*	*V*	*M*	*V*		*M*	*V*	*M*	*V*	*M*	*V*
1	132.8	0.24	191.9	0.28	114.4	0.25	11	17.9	0.10	24.3	0.11	14.6	0.07
2	16.0	0.16	15.2	0.23	9.9	0.19	12	19.3	0.09	18.3	0.09	16.8	0.07
3	21.1	0.18	29.7	0.19	12.2	0.18	13	53.6	0.14	59.7	0.11	30.1	0.09
4	16.9	0.19	13.1	0.29	6.2	0.26	14	65.6	0.11	61.8	0.12	32.9	0.10
5	17.3	0.24	17.9	0.39	9.6	0.49	15	54.1	0.12	60.0	0.10	18.0	0.10
6	35.2	0.44	72.6	0.45	36.4	0.63	16	34.3	0.14	39.1	0.15	11.9	0.11
7	45.1	0.10	42.3	0.12	26.9	0.10	17	42.0	0.09	45.6	0.06	29.0	0.06
8	22.9	0.14	22.5	0.14	24.0	0.11	18	49.2	0.12	50.4	0.10	21.9	0.07
9	39.1	0.11	37.2	0.14	24.0	0.09	19	41.0	0.10	48.9	0.08	21.5	0.07
10	19.7	0.13	22.2	0.14	22.7	0.12	20	17.5	0.11	17.9	0.10	13.9	0.07

ТАБЛИЦА 2

Корреляционная матрица *Veronica chamaedrys*

Номер признака	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	1	1	1	1															
2		3	2	2	1	1													
3			3	1		1		1											
4				1		1		1											
5					2	1													
6																			
7							2	3	1			1	1	2		1	1		
8								1	2		1				2				
9									1			1	1	2		1	1		
10											1								
11															1				
12																			
13													2	3	1	2	2		
14														2	1	2	2		
15															1	2	2		
16																1	1		
17																	2		
18																			
19																			2

[1] Коэффициент вариации указан не в процентах, а в долях от единицы.

ТАБЛИЦА 3

Корреляционная матрица *Veronica krylovii*

Номер признака	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1		2	2	1	1	1		1											
2																			
3			2	1	1	1		1											
4				1	1	1													
5					3														
6																			
7							1	3	1		1		1		1		1	1	
8									2		1		1						
9									1		1	1	1	1			1	1	
10											1		1		1				
11												1	1	1		1	1	1	
12												1	1		1	1			
13													2	2	1	1	2	1	
14														1	2	1	1	1	
15															1	1	1	1	
16																1	1	1	
17																		1	
18																		1	
19																			1

ядных связей 11 из 24 возможных. Длина и ширина пыльника (признаки 19 и 20 в табл. 2) коррелированы только между собой.

V. krylovii. В первой функциональной группе (признаки 1—6, табл. 3) из 15 возможных связей есть 10, т. е. 2/3. Преобладают связи первого и второго класса. В этой плеяде полностью отсутствуют достоверные коэффициенты корреляции толщины стебля с остальными признаками плеяды.

Во второй функциональной группе нет такого четкого разделения на две плеяды, как у предыдущего вида. Здесь можно объединить в одну корреляционную плеяду все признаки цветка (признаки 7—19, табл. 3), за исключением ширины пыльника (признак 20), поскольку из 78 возможных связей существует 52, т. е. 2/3. Коэффициенты корреляции здесь преимущественно первого класса.

V. serpyllifolia. Первая функциональная группа содержит 13 связей из 15 возможных (1—6 признаки, табл. 4). Коэффициенты корреляции в этой корреляционной плеяде в основном второго класса. В этой плеяде отсутствуют достоверные корреляции между размерами соцветия и длиной стебля.

Структура связей второй функциональной группы не отличается оригинальностью по сравнению с двумя предыдущими видами, хотя *V. ser-*

ТАБЛИЦА 4

Корреляционная матрица *Veronica serpyllifolia*

Номер признака	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	1	2	2																
2		2	2	3	2	1		1											
3			3	2	2	1													
4				2	1	2		1											
5					3														
6																			
7							2	3	2		1	1	1	1				1	1
8								2	2		1	1	1	1	1				1
9									2		1	1	1		1			1	
10												1	1						1
11																			
12												1	1	1	1				
13													2	2	1	1	2	1	1
14														2	2	1	1	1	1
15															2	1	1	1	
16																1			
17																		1	
18																		1	1
19																			1

pillifolia морфологически сильно отличается от двух предыдущих видов и относится к другой секции. Здесь мы обнаруживаем плеяду чашечки (7-10 признаки, табл. 4), где существуют все связи из возможных, и плеяду венчика (сюда же входят размеры тычинки, пестика ,пыльников) (13—20 признаки табл. 4), в которой отсутствует несколько достоверных связей. Разделение на две плеяды, хотя и очень условное, можно провести благодаря полному отсутствию связей между длиной трубочки венчика и малому числу связей ширины трубочки венчика с размерами остальных частей цветка. Достоверных связей между признаками чашечки и признаками венчика слишком мало, чтобы можно было говорить о единой корреляционной плеяде цветка.

Обсуждение результатов

Чтобы оценить приспособительный смысл наличия или отсутствия корреляционной зависимости между признаками следует учитывать разнообразие механизмов возникновения корреляционных связей.

И. И. Шмальгаузен (1969) делит вслед за А. Н. Северцовым (1939) коррелятивные связи на корреляции и координации. «Корреляции означают морфофизиологические взаимозависимости в процессах индивидуального формообразования и познаются в сопряженных изменениях, которые, подобно модификациям, ограничиваются данной особью... Координации означают взаимозависимости в процессах филогенетических преобразований (в эволюции)» (стр. 344—345).

У растений примером корреляций (по терминологии Северцова) является согласованность размеров вегетативных органов и показателей плодовитости. Размеры этих органов, как правило, объединены в одну корреляционную плеяду. Координации представлены согласованностью друг с другом размеров тех частей цветка, которые участвуют в локализации пыльцы на теле насекомого — переносчика пыльцы, и согласованностью друг с другом размеров частей плода, обеспечивающих специфические способы распространения семян — полет, прикрепление к шерсти животных и т. п. Репродуктивная плеяда размеров частей цветка у растений — специфических энтомофилов — классический образец экологической (биологической) координации.

Причины отсутствия корреляционных зависимостей между признаками организма также подразделяются на онтогенетические и филогенетические. К онтогенетическим причинам отсутствия корреляций относятся гетерономный рост органов и избирательное действие какого-либо особенного фактора среды на формирование одного из немногих признаков организма. Филогенетическая причина отсутствия корреляции — такая специализация органа, при которой функция теряет свое формообразующее значение и выступает только в роли отбирающего фактора. Независимость от формообразующих факторов среды, в том числе и от формообразующих воздействий других частей того же организма, становится жизненно важной. Образуются корреляционные плеяды. Филогенетической основой разрушения экологических координаций и, следовательно, и корреляционных плеяд является смена экологических условий, в частности расширение связей со средой, снимающее специализацию.

У наших трех видов вероник есть корреляционные плеяды всех категорий. Достоверные коэффициенты корреляций характеризуют связи размеров стебля, листьев и соцветий. Коррелированы друг с другом размеры отдельных частей цветка. Размеры цветков всех трех видов вероник независимы от размеров вегетативных частей растений и от показателей плодовитости. Немногие исключения относятся к связям между длиной зубцов чашечки и размерами стеблей, листьев и соцветий.

Вместе с тем мы застаем корреляционные плеяды у вероник в процессе их разрушения. Коэффициенты корреляции по большей части малы, относятся к первому классу нашей классификации. Размеры многих частей как в пределах вегетативных органов, так и в пределах цветка совсем не обнаруживают корреляционных зависимостей друг с другом.

Скажем сперва несколько слов об онтогенетических причинах отсутствия корреляций. Отсутствие некоторых корреляций в первой «вегетативной» функциональной группе признаков, включающей с 1-го по 6-й признак нашего списка, мы связываем с гетерономным ростом соцветий. Соцветия увеличиваются в длину и при плодах. Длина их (признак 6, табл. 1) обнаруживает максимальный размах изменчивости у всех трех видов вероник. Коэффициент вариации принимает значения от 0.44 до 0.63. Из 12 коэффициентов корреляции между длиной соцветия и другими признаками «вегетативной» группы значимы только 7 (табл. 2, 3, 4). Число цветков в соцветии (признак 5, табл. 1) занимает второе место по размаху изменчивости. Коэффициент вариации меняется от вида к виду в пределах от 0.24 до 0.49. Из 12 коэффициентов корреляции между пятым признаком и признаками вегетативных органов значимы 10. Число цветков в соцветии, т. е. наш 5-й признак, заканчивает свое формирование раньше, чем 6-й, и его связи с другими признаками плеяды больше. Отсутствие терминального значения признака придает ему широчайший

размах изменчивости и вырывает его из корреляционных зависимостей. Принцип согласованности величин коэффициентов вариации и коэффициентов корреляции (Берг, 1964а) нарушается. Коэффиценты вариации максимальны, а коэффициенты корреляции незначимы или малы.

Отсутствие некоторых корреляций в репродуктивной плеяде мы также связываем с гетерономным ростом. Это касается длины трубочки венчика, которая рано останавливает рост. Все три вида имеют короткотрубчатые цветки. У вероники тимьянолистной длина трубочки венчика не коррелирована ни с одним из признаков «репродуктивной» плеяды. У всех трех видов встречаются однотипные связи между двумя функциональными группами (межплеядные связи). Это единичные достоверные коэффициенты корреляции размеров чашечки с размерами стебля, листьев и соцветия. Чашечка измерялась не в конечной фазе роста, она незначительно увеличивается и при плодах. При отсутствии ранней остановки роста закладки у признаков цветка может наблюдаться корреляция с вегетативными органами (Берг, 1958).

Остановимся теперь на экологических причинах особенностей межплеядных и внутриплеядных связей у трех видов вероник. Большинство видов *Veronica* — перекрестники, и виды с крупными и яркими цветками опыляются насекомыми (Кернер, 1896; Коржевин, 1928; Карташова, 1965; Пономарева, 1967). Доказательством перекрестного опыления этих трех видов служат и наши собственные опыты в природе с использованием изоляторов для соцветий. Мы оцениваем наши виды как неспецифические энтомофилы, которые способны использовать сразу несколько способов опыления (Hagerup, 1951; Первухина, 1967, 1970). В анализе экологии опыления и следует искать причины сходств и различий в структуре плеяд этих трех видов.

Вероника Крылова — энтомофил, но способна опыляться и ветром, благодаря своему положению в травостое и строению цветка. И здесь оправдывает себя не очень жесткая согласованность всех размеров частей цветка, образующих одну плеяду (табл. 3). Согласуется с данной гипотезой и отсутствие достоверного коэффициента корреляции между длиной тычинки (признак 17) и длиной пестика (признак 18). Вероника дубравная менее подвержена анемофилии и опыляется в основном различными насекомыми. У нее более четко очерчены две плеяды в цветке — плеяда чашечки и плеяда венчика, тычинки и пестика (табл. 2). Здесь идет отбор на скоррелированность тех частей цветка, которые принимают участие в ориентации насекомого при сборе и оставлении пыльцы (плеяда венчика). Дальше всех по пути отказа от энтомофилии ушла вероника тимьянолистная. Положение ее таково, что пыльца переносится токами воздуха при движении окружающего травостоя. Отсутствие ярковыраженных приспособлений для энтомофилии и способность в крайних случаях к самоопылению или даже клейстогамии (Hagerup, 1951; Афанасьева, 1968) и обусловливает особенность структуры плеяд по размерам цветка данного вида. В цветке мы выделяем две плеяды, но в основном за счет отсутствия корреляций по размерам трубочки венчика с остальными частями цветка (табл. 4). К плеяде венчика относятся и размеры пыльников.

Наши три вида относятся к двум разным секциям рода *Veronica*. Сходство в структуре плеяд всех трех видов зависит от сходства в способах опыления. Покрытосеменные, даже будучи специализированными для определенного способа опыления, часто совмещают энтомофилию с анемофилией и даже самоопылением (Hagerup, 1951; Тахтаджян, 1964; Первухина, 1970). У вероник также, вероятно, происходит совмещение различных способов опыления. Переход от специфической энтомофилии к энтомофилии неспецифической, к ветроопылению и к самоопылению и обусловил, по всей видимости, разрушение корреляционных плеяд.

Анализ корреляции с учетом таксономических отношений намечается сделать в дальнейших сообщениях, когда мы рассмотрим корреляционные плеяды у видов еще нескольких секций рода *Veronica*.

Выводы

Сравнение коэффициентов вариации общих размеров растения и размеров цветка у трех видов вероник показало, что изменчивость размеров стеблей, листьев, и соцветий у всех трех видов значительно выше (коэффициент вариации от 0.16 до 0.63), чем изменчивость размеров частей цветка (от 0.06 до 0.15).

Размеры листьев, стебля и соцветия у всех трех видов образуют функциональные корреляционные плеяды. Структура же плеяд цветка зависит от особенностей опыления данных видов растений. Если у данного вида преобладает энтомофилия, то в цветке выделяются две четкие плеяды, такова структура плеяд у *V. chamaedrys*. Иное у *V. krylovii*, у которой наряду с энтомофилией имеет место опыление ветром. Признаки цветка этого вида (за исключением одного) объединены в одну корреляционную плеяду, где достоверные корреляции есть не по всем, а только по абсолютному большинству признаков. Вид, более отдаленный в систематическом отношении от двух предыдущих, — *V. serpyllifolia*, не обнаружил, однако, оригинальных особенностей в структуре плеяд цветка.

Сходство в структуре плеяд цветка трех видов является следствием сходства в способах опыления, а нечеткая структура плеяд цветков всех трех видов — следствие многообразия способов опыления — сочетания неспецифической энтомофилии, анемофилии и самоопыления.

ЛИТЕРАТУРА

Авена М. А. (1969). Математические методы и вычислительная техника в систематике растений. — Алпатов Б. В. и Ф. А. Тюнин. (1926). К познанию изменчивости хоботка рабочей пчелы. Русск. зоолог. журн., 5, 4 : 79—108. — Антипова С. М. (1967). К эмбриологии вероники дубравной *Veronica chamaedrys* L. из различных мест произрастания. Сборник аспирантских работ за 1965 г. Биология. (Казанск. гос. унив.). — Афанасьева Н. Г. (1968). Сравнительно эмбриологическое изучение микроспорогенеза и мужского гаметофита рода *Veronica*. Сб. кратк. сообщ. Казанск. унив. Ботан., почвовед., 1 : 61—67. — Берг Р. Л. (1956). Стандартизирующий отбор в эволюции цветка. Бот. журн., 41, 3 : 318—334. — Берг Р. Л. (1958). Дальнейшие исследования по стабилизирующему отбору в эволюции цветка. Бот. журн., 43, 1 : 12—27. — Берг Р. Л. (1959а). Экологическая интерпретация корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ, сер. биолог., 9, 2 : 142—152. — Берг Р. Л. (1964а). Стабилизирующий отбор в эволюции размеров цветков и семян травянистых растений. Автореф. докт. диссерт. — Берг Р. Л. (1964б). Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор. В сб.: Применение математических методов в биологии, 3 : 23—60. — Борисова А. Г. (1955). Род *Veronica* L. Флора СССР, 22 : 329—500. — Бреславец Л. П. (1963). Полиплоидия в природе и опыте. — Вульф Е. (1914). Крымско-Кавказские виды р. *Veronica* и значение их для истории флоры Кавказа. — Голубев В. Н. (1961). К морфолого-генетической характеристике ползучих растений. Бюлл. МОИП, LXVI (4). — Драгавцев В. А. (1962). Методы анализа формообразования древесных растений на основе изменчивости черного саксаула. Автореф. канд. диссерт. — Карташова Н. Н. (1965). Строение и функция нектарников цветка двудольных растений. — Карташова Н. Н., Е. А. Михайлова и Е. Н. Немирович-Данченко. (1968). Пути эволюции нектарников цветка двудольных растений. Докл. Всесоюзн. межвузовской конф. по морфологии растений (май 1968 г.). (Цитировано по Н. В. Первухиной, 1970). — Карташова Н. Н., С. И. Цитленок. (1968). К вопросу о биологической роли нектарников и нектара. II. Изучение резорбции нектара частями цветка. СО АН СССР, сер. Биол.-мед. наук, 5 : 134—137. — Кернер-фон-Марилаун. (1896). Жизнь растений, II. — Коржевин В. С. (1928). Влияние солей магния на плодовитость в пределах клона у *Veronica chamaedrys* L. Изв. Гл. бот. сада СССР, 27, 3. — Любищев А. А. (1963). О количественной оценке сходства. В сб.: Применение математических методов в биологии, 2 : 152—160. — Мамаев С. А. (1968). О закономерностях колебания амплитуды внутривидовой изменчивости количественных признаков в популяциях высших растений. Журн. общ. биолог., 29, 4 : 413—426. — Мешкова Л. З., С. М. Антипова. (1966). Цитоэмбриология *Veronica sibirica*. Сборник асп. статей за 1965 г. Казанский гос. унив. — Первухина Н. В. (1955). О биологическом значении завязи покрытосеменных и факторах, обусловивших ее возникновение. Бот. журн., 40, 5 : 719—722. — Первухина Н. В. (1967). Опыление первичных покрытосеменных и эволюция способов опыления. Бот. журн., 52, 2 : 157—188. — Первухина Н. В. (1970). Проблемы морфологии и биологии цветка. — Пономарева А. А. (1967). О кормовых связях некоторых пчел подсемейства Anthophorinae и основных опылителей (Hymenoptera,

Apoidea) бобовых растений в Центральном Казахстане и Средней Азии. Тр. Зоолог. инст. АН СССР, XXXVIII. Полезные насекомые-опылители и энтомофаги. — Северцов А. Н. (1934). Главные направления эволюционного процесса. — Северцов А. Н. (1939). Морфологические закономерности эволюции. — Смирнов Е. С. (1969). Таксономический анализ. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Терентьев П. В. (1959). Метод корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ, сер. биолог., 9, 2 : 137—141. — Терентьев П. В. (1960). Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. В сб.: Применение математических методов в биологии, 1 : 27—36. — Урбах В. Ю. (1964). Биометрические методы. — Шамурин В. Ф. (1956). Вопросы опыления у растений (обзор работ О. Хагерупа). Бот. журн., 41, 9 : 1380—1384. — Шамурин В. Ф. (1958). Суточная ритмика и экология цветения некоторых степных растений. Бот. журн., 43, 4 : 548—557. — Шмальгаузен И. И. (1969). Проблемы дарвинизма. Изд. 2-е. — Шмидт В. М. (1963). Корреляционная структура признаков некоторых видов и форм зубчатки *Odontites* Zing. В сб.: Применение математических методов в биологии, 2 : 81—89. — Шмидт В. М. (1964). Биометрический метод в ботанической систематике. Бот. журн., 49, 1 : 85—93. — Arecal G. D. (1966). Embryology of *Veronica serpyllifolia* L. Proc. Indian. Acad. Sci., 64, 5 : 241—257. — Berg R. L. (1959б). A general evolutionary principle underlying the origin of developmental homeostasis. Amer. Nat., 43, 869 : 103—105. — Berg R. L. (1960). The ecological significance of correlation pleiades. Evolution, 14, 2 : 171—180. — Darlington C. (1953). Polyploidy in animals. Nature, 171 : 191—194. — Darlington C. D. a. K. Mather. (1952). The elements of genetics. — Grant V. (1950). The protection of the ovules in flowering plants. Evolution, 4, 3 : 179—201. — Grant V. (1963). The origin of adaptations. — Graze H. (1933). Die chromosomalen Verhältnisse in der Section *Pseudolysimachia* Koch. der Gattung *Veronica*. Jahrb. wiss. Botanik, 77, 4 : 507—557. — Hagerup O. (1951). Pollination in the Faroes in spite of rain and poverty in insects. Dann. Biol., Med., 18, 15. — Hegi G. (1913—1918). Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 6, 1. — Kerkis J. (1931). Vergleichende Studien über die Variabilität der Merkmale des Geschlechtsapparats und der äusseren Merkmale bei Eurygaster integriceps Put. Zool. Anzeiger, 93, 5/6 : 129—143. — Lehmann E. (1940). Polyploidie und geographische Verbreitung der Arten der Gattung *Veronica*. Jahrb. wiss. Bot., 89, 3 : 461—542. — Muller H. J. (1925). Why polyploidy is rarer in animals than in plants. Amer. Nat., 59 : 346—353. — Pijl van der L. (1960). Ecological aspects in flower evolution. I. Phyletic evolution. Evolution, 14, 4 : 403—416. — Pijl van der L. (1961). Ecological aspects in flower evolution. II. Zoophilous flower classes. Evolution, 15, 1 : 44—59.—Raitanen P. R. (1967). Taxonomic studies on *Veronica longifolia* and *V. spicata* in Eastern Fennoscandia. Ann. Bot. Fennici, 4, 4 : 471—485. — Saunders E. R. (1934). A study of *Veronica* from the viewpoint of certain floral characters. Journ. Linn. Soc., 49 : 453—493. — Stebbins L. (1957). Variation and evolution in plants. — Stebbins L. (1967). Adaptive radiation and trends of evolution in higher plants. Evolutionary biology, I. — Terentjew P. V. (1931). Biometrische Untersuchungen über die morphologischen Merkmale von Rana ridibunda Pall. Biometrica, 23, 1—2 : 23—51. — Yamazaki T. (1957). Taxonomical and phylogenetic studies of *Scrophulariaceae—Veronicae* with special reference to *Veronica* and *Veronicastrum* in Eastern Asia. Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, VII, 1—3 : 91—162.

Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
Новосибирск.

(Получено 23 XII 1970).

SUMMARY

The object of this study were the variation and the mutual correlations of dimensions of vegetative organs and flower parts in three different *Veronica* L. species. The dimensions of leaves, stems and inflorescences in all the three species form functional correlation pleiades. The structure of the pleiades of the flower depends on the specific features of the mode of pollination of the given plant species. The similarity in the structure of the flower pleiades between the three speedwell species studied is the consequence of the similar mode of pollination in these three species, while the indistinct structure of the flower pleiades is the result of the diversity of the modes of pollination, the non-specific entomophily being combined in these species with the anemophily and self-pollination.

УДК 001.4 : 631.525

Б. Н. Замятнин

О ТЕРМИНАХ И ПОНЯТИЯХ В РАБОТЕ ПО ИНТРОДУКЦИИ И АККЛИМАТИЗАЦИИ РАСТЕНИЙ

B. N. ZAMIATNIN. ON TERMS AND CONCEPTS USED IN WORKS ON THE INTRODUCTION AND ACCLIMATIZATION OF PLANTS

В статье рассматривается вопрос о происхождении и различной трактовке отдельными авторами основных терминов «интродукция» и «акклиматизация» и близких к ним понятий (натурализация и др.). Приведены примеры неудачного применения и путаницы с этими терминами в работах В. Н. Бекетова, Г. Майра, И. В. Мичурина и Ф. Н. Русанова; предложенные последним термины «интродукционная адаптация» и «интродукционная акклиматизация» представляются автору данной статьи совершенно неудачными и ненужными.

Ф. Н. Русанов (1967) вновь поднял вопрос об определении терминов «интродукция» и «акклиматизация», а также о некоторых других связанных с ними понятиях.

Стремление внести точность в определение научных терминов и связанных с ними понятий вполне законно и должно встретить поддержку большинства специалистов. Однако, кроме четкости формулировок, определяющих содержание термина, сами термины должны удовлетворять еще целому ряду требований.

Во-первых, термин по своему содержанию должен возможно ближе соответствовать прямому значению обозначающего его слова. Во-вторых, следует сохранять приоритет применения термина. Нельзя употреблять термин в ином смысле, нежели он уже раньше стал использоваться, не только в данной, но и в смежных областях науки. Очень осторожным следует быть и тогда, когда термин в другом смысле широко употребляется в жизни и в художественной литературе, будучи заимствован из далекой области деятельности человека. В-третьих, нельзя термин, распространенный в зарубежных странах и получивший характер международного, вводить в русский язык не в том смысле, в котором этот термин применяется повсюду. Во всех случаях допустимо только уточнение, иногда ограничение объема понятий, охватываемых термином, и выделение соподчиненных понятий.

Строгое соблюдение требований, предъявляемых к терминам, особенно важно для тех областей научно-технической деятельности человека, с которыми соприкасаются широкие слои населения. К такому именно роду научной деятельности относится и интродукция растений. Несоблюдение перечисленных выше условий образования и использования терминов ведет и всегда вело к путанице и неразберихе. Посмотрим же, как соблюдаются эти условия у нас вообще, а, в частности, и в предложениях Ф. Н. Русанова.

Термин «интродукция»

Это термин, как будто бы, вызывает меньше всего разногласий, он взят с латинского introductio, что значит введение. В большинстве европейских языков этим термином обычно обозначают первичное введение

в культуру дикорастущего растения. Например, именно в таком смысле применяет этот термин Редер (Rehder, 1949), который в своей «Manual of cultivated trees and shrubs» после описания каждого вида указывает год введения его в культуру «Intr.» и далее год (в объяснении сокращений» «Intr.» — introduced into cultivation). Он употребляет этот термин безотносительно к тому, было ли это растение введено у себя на родине или привезено при этом на другой континент. Точно в таком же смысле использованы эти данные (большей частью заимствованные у Редера) и в книге «Деревья и кустарники СССР» под редакцией С. Я. Соколова. Надо сказать, что некоторые авторы стали применять этот термин и к перемещению уже культивируемого растения из одной области в другую. Такое использование термина настолько распространилось, что ему уже трудно вернуть первоначальный, более узкий смысл, тем более, что и первичное введение в культуру, и введение в новом пункте все равно остаются введением, т. е. интродукцией (introductio). Следует только различать первичную интродукцию (из дикой природы) и интродукцию в данную точку или область.

Подавляющее большинство советских ботаников понимает интродукцию именно в таком расширенном смысле, в чем легко можно убедиться, просматривая, например, высказывания участников совещания по теории и методам интродукции и акклиматизации растений, проходившем в Ленинграде в 1953 году.

В русской науке термин «интродукция» вошел в обращение и стал заменять выражение «введение в культуру» только в 30-х годах текущего столетия, а прежде спокойно обходились без него. Примечательно, что в первом издании «Большой Советской Энциклопедии» в 1937 г. слово «интродукция» объяснено только как музыкальный термин, настолько еще оно не было общеупотребительным в растениеводстве и биологии. По существу термин «интродукция» не является необходимым и можно совершенно спокойно обходиться совсем без него. Н. А. Аврорин (1953) еще на совещании представителей Ботанических садов в Москве в 1952 г. предлагал применять вместо термина интродукция «хорошее русское слово» «первовведение». В своей работе «Переселение растений на полярный Север» (1956) он упоминает слово «интродукция» только в первой главе — «Постановка вопроса и основные понятия», расшифровывая этот термин именно как первовведение, но более ни разу на 286 страницах его не применяет, и изложение от этого нисколько не страдает.

А как определяет этот термин Ф. Н. Русанов? Вот его формулировка: «Интродукция растений — подбор и перенос (растений) из одной страны или области в другую и освоение их, ...» (Русанов, 1967 : 7), т. е. из определения совершенно исключено первоначальное, имеющее международное распространение значение термина интродукция, как первовведение, как введение растения в культуру из дикой природы; остался только перенос в другую область или страну, т. е. то, что Н. А. Аврорин в своих работах называет переселением.

С таким однобоким и исключающим первоначальное значение термина определением термина «интродукция», данным Русановым, согласиться нельзя. По-видимому, наиболее полным и правильным надо считать определение этого термина, данное Н. А. Базилевской (1964 : 15), которая определяет, что интродукция это «введение в культуру дикорастущих растений как в пределах ареала, так и в новых областях, где эти виды не встречались до сих пор ни в диком, ни в культурном состоянии».

Термин «одомашнивание»

Со второй половины прошлого столетия для случаев введения в культуру растений из дикой природы независимо от их перемещения из одной страны в другую, в русской садоводческой литературе стал применяться термин «одомашнивание». Именно в таком смысле его часто можно

встретить в «Вестнике Российского общества садоводства в С.-Петербурге» и в «Журнале Российского общества любителей садоводства в Москве». Только в таком смысле употреблял термин «одомашнивание» А. Н. Бекетов (1864), такое же объяснение этого термина дал В. Н. Любименко (1913), в таком же смысле применял термин «одомашнивание» Г. Ф. Морозов (1913). Одним словом, термин вошел в классическую русскую литературу для обозначения введения в культуру дикорастущего растения и первичных мероприятий по его окультуриванию. Так же понимается «одомашнивание» в старых и новых переводах Ч. Дарвина в главе «Изменение под влиянием одомашнивания» в «Происхождении видов» (1939) и в труде «Изменение домашних животных и культурных растений» (1951). Дословный перевод второй работы звучит буквально как «Изменение животных и растений при одомашнивании» («under domestication»). Хотя слово «одомашнивание» и исключено из названия книги в русском переводе, но в тексте этот термин встречается много раз и именно в таком смысле. В таком и только в таком смысле применяют термин «одомашнивание» на протяжении ряда десятилетий многие авторы, печатавшиеся в «Трудах Бюро по прикладной ботанике» (позже «Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции»). Нередко термин «одомашнивание» можно было встретить в газетных и журнальных статьях, посвященных введению в культуру дикорастущих полезных растений, кок-сагыза, кендыря, кенафа и др.

Подробно обсуждал этот термин Аврорин (1953, 1956), придавая ему значение первичного введения в культуру.

И вот теперь Русанов предлагает совершенно изменить смысл термина и под одомашниванием понимать содержание чуждых данному климату растений «в искусственном климате оранжерей, комнат, под временным укрытием и т. п.». Следуя Русанову, мы должны считать апельсины, выращиваемые в Италии в открытом грунте, не одомашненными, а выращиваемые в горшке в комнате Ленинграда одомашненными, а, применяя ту же мерку к животным, мы должны комнатную собачку считать одомашненной, а дворняжку — не одомашненной.

Одним словом, предложенное Русановым применение термина «одомашнивание» крайне неудачно. Оно не соответствует ни самому смыслу слова, ни приоритету использования, ни современному его применению в практике интродукции растений и в смежных областях науки. Это предложение должно быть категорически отвергнуто.

Строго следуя установившемуся применению этого термина, мы должны под «одомашниванием» подразумевать освоение, технику и приемы выращивания и размножения впервые введенного в культуру растения. Можно представить себе три ступени этого процесса.

Первичная интродукция — выращивание дикорастущих растений в культурных условиях под контролем человека (хотя бы и в небольшом количестве экземпляров, или даже единичных); одомашнивание — освоение агротехники интродуцированного растения — в полном смысле слова введение в культуру; окультуривание — улучшение качеств одомашненного растения, отбор форм, селекция сортов.

Термин «акклиматизация»

Гораздо сложнее положение с термином «акклиматизация». Термин этот имеет широкое международное распространение во многих разделах биологии, медицины, сельского хозяйства, географии и т. п. Поэтому четкое и согласованное определение понятия, заключающегося в термине, крайне важно.

Термин «акклиматизация» стал появляться еще в конце XVIII и в начале XIX в., но в широкое употребление вошел лишь в середине XIX в., когда при всеобщем увлечении разведением в Европе заморских животных и растений Исидор Жоффруа Сент-Илер в 1854 г. основал в Париже Общество акклиматизации. Здесь уместно подчеркнуть, что вера в возмож-

ность приспособления животных и растений к новым условиям и увлечение акклиматизацией распространились в то время, когда эволюционная идея уже «носилась в воздухе» (Ламарк, Этьенн Жоффруа Сент-Илер), но еще до опубликования «Происхождения видов» Ч. Дарвина, до победы эволюционной теории. Ч. Дарвин в одной из глав «Происхождения видов» уже рассматривает вопрос об акклиматизации.

В России еще в 1857 г. при Московском обществе сельского хозяйства были образованы комитеты по акклиматизации животных и растений. Комитет акклиматизации растений, работавший под руководством известного общественного деятеля, ботаника Н. И. Анненкова, издал книжку «Записок» (1858 г.), содержащую ряд статей с интересными высказываниями. Позже оба комитета соединились в единый комитет, который с 1860 г. стал издавать журнал «Акклиматизация».

В то время не было ясного представления о самом процессе акклиматизации, но ряд видных ученых уже тогда достаточно четко определил содержание этого термина. Так, Э. Л. Регель (1860 : 28) писал: «Под именем акклиматизации должно понимать приспособление растения одной страны к климату другой». Очень похожее определение дал и А. Н. Бекетов (1864): «Акклиматизация есть изменение организма (вида, species) животного или растения для приспособления его к новому климату».

Такое понимание термина «акклиматизация» Регель отстаивал в 1864 г. на Садоводственном конгрессе в Брюсселе, где вступил в дискуссию с順順Планшоном и был поддержан другими членами конгресса. Так же использовался в большинстве случаев этот термин в России и другими авторами. Однако при повальном увлечении выращиванием иноземных растений кое-кто начал называть акклиматизацией любую попытку вырастить у себя любое иноземное растение или животное.

В начале текущего столетия зоолог и деятель охраны природы Г. А. Кожевников (1910 : 576) писал: «Акклиматизация — под этим названием, строго говоря, надо разуметь приспособление животного или растения к жизни в несвойственном ему климате или, шире говоря, в несвойственных ему условиях среды». Но тут же он вынужден добавить: «в применении слова акклиматизация царствует большой произвол». К сожалению, произвол этот не изжит до сих пор. Подтверждением такого положения может служить следующее определение, взятое из «Краткой географической энциклопедии» (1960 : 38): «Акклиматизация (от лат. ad — к, при и греч. klima — климат) — переселение животных и растений на новые территории или водоемы с целью обогащения природы новыми полезными видами...». В такой интерпретации термин «акклиматизация» становится тождественным обычному пониманию слова «интродукция». Лишь в конце упомянутой статьи говорится: «под А. понимают также сам по себе физиологический процесс приспособления видов и отдельных организмов к новым условиям существования, в которые они попадают при перевозке или в результате расселения». Последнее определение, соответствующее и приведенным выше высказываниям, дано там так, между прочим, — есть, де, кое-кто понимающие акклиматизацию и таким образом.

В настоящее время среди ботаников наибольшим признанием пользуется определение, данное С. Я. Соколовым (1953) на совещании по теории и методам интродукции и акклиматизации растений в 1953 г. и по существу тождественное с высказываниями Регеля, Бекетова и Кожевникова: «Акклиматизация — процесс приспособления самих растений (организмов) к новым условиям среды существования», стр. 11. С сущностью этой формулировки было согласно подавляющее большинство участников совещания. Это определение соответствует и тому пониманию термина, которое выясняется при внимательном разборе высказываний по этому вопросу Ч. Дарвина и многих других авторов. «Акклиматизация», как термин, тождественный термину «интродукция» или «переселение», в настоящее время встречается уже совсем редко. Однако С. Я. Соколова (1957) беспокоил другой разнобой или произвол в приме-

нении термина акклиматизации — это двойственность применения термина: с одной стороны, как обозначение процесса, происходящего в растении, с другой — для наименования действий человека, направленных на ускорение этого процесса. А между тем никого не смущает сходное явление в словах «расти» и «растить». Никому не придет в голову сомневаться в том, что процесс роста происходит в самом растении, а не привносится ему кем-либо извне. Каждому ясно, что, выращивая растение, мы лишь создаем благоприятные условия для его роста и развития, пусть даже такие условия, какие не встречаются в природе.

Только непонимание сущности явления, а, возможно, и просто нежелание некоторых «акклиматизаторов» считаться с фактами и мнениями заставляет их переносить центр тяжести в понятии «акклиматизация» на собственные действия, забывая, что они лишь облегчают для растения естественный процесс. Впрочем, этому несколько способствует и грамматическая форма термина, взятого с иностранного языка, и по отношению к процессу, происходящему в самом растении, употребляемого только в возвратном залоге: акклиматизировать — акклиматизироваться. От этой «двойственности», характерной для языка, не удается избавиться никакими определениями, никакими постановлениями. И как ни нежелательна эта двойственность с точки зрения строго научного подхода к разработке терминологии, мне все же кажется, что особенного беспокойства такая двойственность вызывать не должна. Необходимо только сознательно относиться к делу и более критически оценивать, что является результатом именно нашего воздействия, а что нет.

А как же Русанов разъясняет этот термин? К сожалению, он и в этом случае не считается ни со смыслом слова, ни с приоритетом определения, ни с более или менее установившимся пониманием термина. По его определению «Акклиматизация в природе — многовековой процесс формообразования любых рангов...». Процесс идет путями, вскрытыми Ч. Дарвином, другими словами, Русанов отождествляет «акклиматизацию в природе» со всем процессом эволюции. Так зачем же процесс эволюции с «формообразованием всех рангов» переименовывать в акклиматизацию? А между тем сам Ч. Дарвин допускал акклиматизацию в течение ряда поколений с образованием «разновидностей», отличающихся от исходной формы только своей выносливостью по отношению к тем или иным неблагоприятным факторам.

Точно такое же недоразумение получается у Русанова и с «интродукционной акклиматизацией», которая, по его мнению, всегда сопровождается формообразованием и «осуществляется она применением отдаленной гибридизации и других методов». Иначе говоря, свою «интродукционную акклиматизацию» Русанов отождествляет со всем объемом работы селекционеров-оригинаторов. Надо отметить, что в этом случае Русанов поддался еще одной широко распространенной путанице понятий. При гибридизации, и в особенности при отдаленной гибридизации, мы не акклиматизируем ни того, ни другого из родителей, принимавших участие в скрещивании. Мы получаем совсем новый организм, новый сорт, форму или межвидовой гибрид, получаем организм, который нельзя отождествить ни с тем, ни с другим из родителей, взятых для скрещивания, нельзя сказать, что мы «акклиматизировали» одно из этих растений. Это понимал и И. В. Мичурин (1948), который в статье «Содействие гибридизации дает более надежный способ акклиматизации», опубликованной впервые в 1913 г., писал: «От посева гибридных семян, строго говоря, получаются уже не те сорта, от которых были взяты семена, следовательно, тут уже не акклиматизация какого-либо сорта, а простая выводка нового сорта». К сожалению, И. В. Мичурин не был последователен в этом выводе и далее применял выражение «акклиматизация» к новым гибридным сортам, хотя давал им новое название, соединенное из названий обоих родителей. Считая, что они следуют за Мичуриным, многие интродукторы стали называть гибридизацию, и особенно отдаленную гибридизацию, методом акклиматизации, совершенно не считаясь с тем, что по-

лучают при этом совершенно новый сорт или новую гибридную разновидность. В самом деле, мы вправе сказать, что нам удалось добиться акклиматизации того или иного организма (или сказать, что он акклиматизировался в природе) только в том случае, если он не потерял при этом своих диагностических признаков.

Для обозначения явлений, при которых растение не теряет своих диагностических признаков, Ф. Н. Русанов приводит еще один термин: «Интродукционная адаптация — приживаемость интродуцентов в новых местах, куда их перенес человек. Она осуществляется при достаточном соответствии исторически сложившейся природы растения условиям нового обитания... Растение при этом по существу не изменяется, выявляя лишь скрытую в нем амплитуду изменчивости. Адаптация включает и натурализацию — полное соответствие природы интродуцента новому местообитанию, в результате чего растение может войти в местную флору как равноправный член».

Разбор этого параграфа я позволю себе начать с термина «натурализация», смысл которого так сильно искажен в настоящее время. Термин этот, имеющий двухтысячелетний возраст (еще от древнего Рима) заимствован из области юридических наук. Он обозначает получение полных гражданских прав иностранцем, принятым в гражданство (или подданство) данного государства. В биологию его ввел Альфонс Декандоль, подразумевая под этим, по аналогии с юридическим термином, вхождение чужеземного растения во флору данной страны наравне с аборигенами, иначе говоря, одичание растения, завезенного из другой страны.

О натурализации Декандоль говорит в связи с вопросом о происхождении культурных растений и о трудности в некоторых случаях решения вопроса о том, произрастает то или иное растение в данном районе дико, или оно было занесено и одичало. Он пишет: «И действительно, есть виды натурализованные, т. е. такие, которые поселяются среди древних растений флоры, и, несмотря на свое иноземное происхождение, удерживаются там до такой степени прочно, что простым наблюдением не могут быть разгаданы». Утверждение С. Я. Соколова (1957), будто бы «натурализация была определена впервые Декандолем (De Candolle, 1885) как высшая ступень акклиматизации растения» основано на недоразумении. Ни в подлиннике «Origine des plantes cultivées» (1883), ни в переводе этой книги под редакцией Х. Гоби (Декандоль, 1885) ни в «Geographie botanique raisonée» (1855) нет ни слова об акклиматизации. Такое толкование заимствовано у В. П. Малеева (1933), который заключает вторую главу своего труда словами: «Что касается термина натурализация, то он в том значении, как он применяется Майром, является ненужным и неправильным. Однако возможно и другое понимание этого термина, которое было дано ему Декандолем (A. De Candolle). Примененный в этом смысле термин натурализация означает высшую степень акклиматизации, когда растение, „не существовавшее раньше в данной стране, затем существует в ней со всеми признаками дикорастущих туземных растений, т. е. растет и размножается без участия человека, произрастает более или менее обильно и регулярно в местонахождениях, которые являются для него подходящими, и пережило ряд лет, в продолжении которых климат проявил свои исключительные особенности". В таком понимании этот термин является не только приемлемым, но и весьма полезным». Как видите, и в цитате, приведенной Малеевым, тоже нет ни слова об акклиматизации. И здесь Декандоль определяет натурализацию как вхождение чужеземца в местную флору, в местную растительность, совершенно вне зависимости от того, акклиматизировалось ли растение или нашло условия полностью тождественными с условиями его родины. Надо сказать, что Декандоль и еще не раз «пострадал» от русских авторов. Например, А. В. Гурский (1957) утверждает, что Декандоль назвал акклиматизацию «сладкой, но несбыточной мечтой земледельца». Декандоль в этих словах неповинен, они принадлежат А. Н. Бекетову (1864), который, высказав

их первоначально как собственную мысль, позже, через 20 лет (1886), вероятно позабыв, что это его слова, приписал их Альфонсу Декандолю. Кстати, именно Бекетову принадлежит определение натурализации, говорящее, что «это есть переселение растения или животного в новую страну, физические условия которой тождественны с физическими условиями отечества переселяемого растения или животного». Хотя эти слова относились к случаям натурализации в смысле Декандоля, т. е. к случаям одичания и вхождения в местную флору, однако достаточно четкой формулировки не было дано, а только подчеркивалось, что при натурализации не происходило акклиматизации, а растения попадали в условия, сходные с условиями их родины. В своей «Географии растений» Бекетов (1896) дает такое определение: «Натурализация есть простое переселение данного вида в новую страну с такими же физическими условиями, какие свойственны отечеству переселяемого растения. При этом, очевидно, нет необходимости в изменяемости переселяемого организма. Из этого видно, что перемены, происходящие в обитании растений, а следовательно в составе флор, более всего зависят от натурализации. Если акклиматизация имеет тут влияние, то действие ее оказывается лишь через крайне длинные периоды времени и точными опытами доказано быть не может». Далее он говорит, что «речь идет о растениях, вполне предоставленных самим себе, т. е. подвергающихся в течение десятков лет (даже сотен лет) беспрепятственному действию внешних условий». Затем он ссылается на примеры одичания и распространения занесенных растений, таких как *Oenothera biennis* и *Erigeron canadensis*, и на списки натурализовавшихся (одичавших) растений, приводимые Декандолем для Европы и для Америки, из чего следует, что и Бекетов понимал натурализацию так же, как и Альфонс Декандоль, т. е. как вхождение чужеземных растений в местную флору и растительность, но утверждал, что при этом не происходит акклиматизации, а растения натурализуются на новом месте в условиях, сходных с условиями их родины. И. В. Мичурин не уловил основного смысла термина и позже стал применять его к тому процессу, который, он сначала назвал «простой перенос», т. е. перенос растения в новое место, но с условиями, сходными с условиями его родины, совершенно не обращая внимания на то, вошло оно в местную флору или нет, и даже не считаясь с тем, возможно это для него или нет. Между тем для сорта, размножаемого прививкой, натурализация в истинном смысле слова просто немыслима. В дальнейшем некритически мыслящие последователи Мичурина стали широко использовать этот термин в таком искаженном виде, совершенно не считаясь с тем, что он иначе понимается в науке всего мира, в том числе и у нас. Достаточно указать, что Чарльз Дарвин понимал «натурализацию» точно в смысле Декандоля, т. е. как одичание и вхождение в местную флору, что совершенно четко видно и в русских переводах, например в академическом собрании сочинений Дарвина, т. 3 (1939) и т. 4 (1951). Точно в смысле Декандоля применяют этот термин и многие другие авторы. Как на пример можно указать на перевод «Географии растений» Гребнера, сделанный М. И. Голенкиным (1914), где и автор и переводчик употребляют термин «натурализация» в его правильном смысле, говоря, что из многочисленных заносимых растений лишь ничтожное число может «сполна натурализоваться». Совершенно так же применяет этот термин и А. П. Ильинский (1937) и многие другие авторы.

У Русанова определение термина «натурализация» эклектическое. С одной стороны, он вводит в определение «полное соответствие природы интродуцента новому местообитанию», а с другой стороны, говорит, что в результате это растение «может войти в местную флору как равноправный член». Но только «может», а вхождение в местную флору у него необязательно для того, чтобы это явление можно было назвать натурализацией. Между тем именно во «вхождении в местную флору» в «одичании» растения и заключается основной смысл термина. Кроме того, в новой формулировке Русанова «натурализация» это только соответствие

растения новым условиям, т. е. качество растения, тогда как по смыслу слова и по грамматической форме слово это обозначает процесс.

В 1953 г. на совещании по теории и методам акклиматизации растений Русанов применял этот термин гораздо правильнее, в точном соответствии с его истинным значением, к растениям, которые «стали обычными и широко распространенными, не отличимыми от аборигенных растений». В новой интерпретации понимание Русанова более всего соответствовало применению термина натурализация Генрихом Майром (Mayr, 1925), который старался брать вводимые растения из районов с возможно более сходными условиями, так как он как лесовод стремился к тому, чтобы вводимые им растения могли расти и возобновляться на больших площадях, требуя ухода не большего, чем посадки местных деревьев. И у Майра, и у Русанова, и у Мичурина на первый план выдвигается только прирожденное соответствие новым условиям. Такое отношение диктуется полным неверием в возможность акклиматизации. Но тогда как Мичурин толкует о невозможности акклиматизации сортов, Майр и Русанов не верят в возможность доступной наблюдению акклиматизации вида или разновидности.

Теперь надо остановиться на предложенном Русановым термине «интродукционная адаптация». Само слово адаптация (от латинского adapto — приспосабливать, прилаживать, приноравливать) обычно понимается как приспособление организмов к условиям существования или органов к выполнению функций в меняющихся условиях. От замены слова «приспособление» словом «адаптация» или от прибавки к тому или другому из них слова интродукционная, в сущности ничего не меняется. Появляется только лишний термин, к тому же искажающий понятие. Или может быть Русанов считает, что при естественном переселении растения и при переносе его человеком изменения растения идут на основе совершенно различных закономерностей? А ведь Ч. Дарвин проводил аналогию между изменениями животных и растений в культурных условиях и в природе. Это сходство явлений он приводил, и весьма обоснованно, как доказательство изменения видов в природе на основе отбора, что едва ли и теперь кто-нибудь серьезно возмется опровергнуть. Думаю, что и этот предложенный Русановым термин «интродукционная адаптация», суживающий и искажающий понятие, не приживется, а термин «акклиматизация» будет у нас применяться в том смысле, в каком применялся и раньше русскими ботаниками, как понимал его и Дарвин; он будет пониматься так, как хорошо определяли его упомянутые мною выше ботаники и зоологи и как неплохо обобщил это понятие в своем определении С. Я. Соколов.

Большое упущение сделал Русанов, не разграничив понятий акклиматизации вида (разновидности, расы) при семенном размножении в течении ряда поколений, и акклиматизации индивида (особи), в том числе и при вегетативном размножении даже в течение более или менее длительного времени.

Между тем возможности акклиматизации в обоих случаях совершенно различные, как в свое время это отметил еще Ч. Дарвин, а в России Э. Л. Регель, кстати сказать, в то время совершенно не веривший в происхождение одних видов от других (Регель, 1860б), не допускавший акклиматизацию при размножении семенами в течение ряда поколений. Подробно разбирал вопрос об «акклиматизации вида» и «акклиматизации индивида» В. П. Малеев (1933). Однако и до сих пор еще многие авторы упускают из вида огромную разницу между этими процессами. А их-то, может быть, и стоило бы обозначить разными терминами и «акклиматизацию» особи акклиматизацией не называть. Возможно, здесь было бы уместно применить предложенный Русановым термин «адаптация», но, конечно, без добавки «интродукционная». Тогда можно было бы употреблять его для обозначения приспособления особи, в отличие от приспособления, происходящего при акклиматизации вида, разновидности или популяции в течение ряда семенных поколений, с естественным или

искусственным отбором потомства более устойчивых экземпляров. Однако этот вопрос требует специального обсуждения.

Подводя итоги сказанному, приходится заключить, что Ф. Н. Русанов не посчитался ни со смысловым содержанием слов, обозначающих термины, ни с приоритетом применения терминов, ни с широко принятым пониманием международных терминов как у нас, так и в иностранных языках.

В предисловии к брошюре «Как надо работать над терминологией» (1968), выпущенной Комитетом научно-технической терминологии при Академии наук СССР под редакцией акад. В. С. Кулебакина, авторы говорят: «В настоящее время наблюдается значительный рост интереса к практическому упорядочению терминологии во многих областях науки и техники, однако имеется большая опасность „кустарного“ подхода к этому вопросу. Замена какого-либо одного термина другим без критического пересмотра всей системы данной терминологии подчас не улучшает ее, а приводит к еще большей запутанности».

К сожалению, все сказанное в приведенной выше выдержке в полной мере относится к предложениям Ф. Н. Русанова, имеющимся в его статье «Еще об основных понятиях в интродукции растений». Рекомендуемые им формулировки и термины, в том виде, в котором они даны, не отвечают минимальным требованиям, предъявляемым к такого рода понятиям и определениям. Действительно, кроме как «к еще большей запутанности», они ни к чему привести не могут и потому все должны быть отвергнуты.

ЛИТЕРАТУРА

Аврорин Н. А. (1953). Выступление на совещании представителей ботанических садов в Москве 18—23 августа 1952 г. Бюлл. Гл. бот. сада, 15. — Аврорин Н. А. (1956). Переселение растений на Полярный Север. — Акклиматизация. (1860—1863). Ежемесячное издание Комитета акклиматизации, 1—4. — «Акклиматизация». (1960). Краткая географическая энциклопедия, I. — Базилевская Н. А. (1964). Теория и методы интродукции растений. — Бекетов А. Н. (1864). Две публичные лекции об акклиматизации. Натуралист, год изд. 1. — Бекетов А. Н. (1886). Об акклиматизации растений. Тр. имп. Вольно-экономическ. общ., I. — Бекетов А. Н. (1896). География растений. — Гребнер П. (1914). География растений. — Гурский А. В. (1957). Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. — Дарвин Ч. (1939). Происхождение видов путем естественного отбора. Соч., 3. — Дарвин Ч. (1951). Изменение домашних животных и культурных растений. Соч., 4. — Декандоль Альфонс. (1885). Местопроисхождение возделываемых растений. — Деревья и кустарники СССР. (1949—1962). I—VI. — Записки комитета акклиматизации растений, учрежденного при Московском обществе сельского хозяйства. (1858). Кн. I. — Ильинский А. П. (1937). Растительность земного шара. — «Интродукция». (1935). Б.С.Э., 1-е изд., 29. — Как надо работать над терминологией. Основы и методы. (1968). Под ред. акад. В. С. Кулебакина. — Кожевников Г. А. (1910). «Акклиматизация». Энциклопедический словарь бр. Грант, изд. 6, 1. — Любименко В. Н. (1913). Императорский Никитский сад и акклиматизация растений. Зап. имп. Никитск. сада, 5. — Малеев В. П. (1933). Теоретические основы акклиматизации. — Материалы Совещания по теории и методам акклиматизации растений 27—31 октября 1933 г. (1957). Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VI, 5. — Мичурин И. В. (1948). Соч., I. — Морозов Г. Ф. (1913). Дарвинизм и лесоводство. Лесной журн., 1—2. — Регель Э. Л. (1860а). Об акклиматизации растений. Вестн. Российск. общ. садоводства в СПб., 3. — Регель Э. Л. (1860б). Постоянство растительных видов. Вестн. Российск. общ. садоводства в СПб., 4. — Русанов Ф. Н. (1957). Итоги интродукции и акклиматизации растений в Средней Азии. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VI, 5. — Русанов Ф. Н. (1967). Еще раз об основных понятиях в интродукции растений. Бюлл. Главн. бот. сада, 67. — Соколов С. Я. (1953). Современное состояние теории акклиматизации и интродукции растений. Тезисы совещания по теории и методам акклиматизации растений. Октябрь, 1953. — Соколов С. Я. (1957). Современное состояние теории акклиматизации и интродукции растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VI,5. — De Candolle Alphonse. (1883). Origine des plantes cultivées 2-e ed. — De Candolle Alphonse. (1885). Geographie botanique resonnée. — Mayr H. (1925). Waldbau auf naturgeschichtlicher Grundlage. 2-e Aufl. — Rehder A. (1949). Manual of cultivated trees and shrubs in North America, 2-e edit.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 12 XII 1969).

SUMMARY

The problem is considered concerning the origin and the various interpretations by different authors of such fundamental terms as «introduction» and «acclimatization» and also of such concepts similar in sense as «naturalization» etc. Examples are given of the incorrect use of these terms and the resulting confusion in the works of V. N. Beketov, H. Mayr, I. V. Michurin and N. F. Rusanov. The terms «introductional adaptation» and «introductional acclimatization» proposed by the latter author appear to be perfectly inadequate and unnecessary.

УДК 581.84 : 581.44 : 634.721

Г. А. Комар

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПОЧЕЧНЫХ ЧЕШУЙ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМ. *GROSSULARIACEAE*

С 9 рисунками

G. A. KOMAR. ANATOMICAL STRUCTURE OF BUD SCALES IN SOME REPRESENTATIVES OF *GROSSULARIACEAE*

Исследование морфологического и анатомического строения кроющих чешуй зимующих почек крыжовниковых выявило большое сходство у почечных чешуй близких видов рода *Ribes* и резкое отличие строения почечных чешуй у *Ribes* и *Grossularia*.

По анатомии зимующих почек древесных и кустарниковых пород сведений в литературе очень немного. Это в основном работы XIX века (Areschoug, 1871; Mikosch, 1876; Adlerz, 1880; Cadura, 1886 г.; Schumann, 1889; Grüss, 1892). В этих работах приводится довольно подробное описание кроющих чешуй у растений целого ряда семейств. В некоторых из них делаются не совсем удачные попытки подразделить почки на ряд групп или типов по наличию у них пробки, склеренхимы, колленхимы и т. д., а также некоторые признаки группируются в ряд категорий защитных приспособлений почек, предохраняющих почку от излишнего испарения, от холода, придающих чешуйкам крепость и плотность.

Критический обзор вышеперечисленных работ приводится в работе М. Н. Пантелеевского (1910), который на основании собственных исследований и литературных данных выделяет две категории защитных приспособлений почечных чешуй, но указывает, что эти приспособления нельзя строго разграничивать, так как они могут совпадать. Первая категория защитных приспособлений предназначена для ограничения испарения и тем самым способствует предохранению от высыхания. К ней относятся следующие приспособления: срастание чешуй в виде колпачка, волоски разных типов по краям чешуй для более плотного соединения, волоски на наружной поверхности чешуй; функционирующие железки, выделяющие смолистые вещества; одревеснение, перидерма под морфологически нижней поверхностью чешуек или даже на обеих сторонах; сильное утолщение и кутинизация внешних стенок нижнего эпидермиса; образование в чешуйках гумми и слизи. Вторая категория приспособлений служит для защиты от влияния низких температур. К ней относятся следующие приспособления: смолистые выпоты, прослойки воздуха между чешуйками, воздухоносные полости, отсутствие межклетников; содержание смол и эфирных масел в тканях почки. Большинство этих приспособлений также обусловливает и задержку испарения влаги.

Э. Брикк (1914), также исследовавший анатомию почечных чешуй, отмечает примерно те же приспособления, что и Пантелеевский, и подчеркивает их роль в ограничении опасной в зимнее время транспирации. Кроме того, Брикк отмечает еще защитную роль метадермизирования (термин Мейера) — образования бурых и желтых чешуй, пропитанных неизвестным веществом (сейчас ясно, что речь идет об антоциане).

По мнению некоторых современных исследователей, значение антоцианов заключается в возможности более полного использования лучистой энергии для активной защиты от пониженных температур (Станко и Закман, 1964).

Таким образом, вышеназванные работы дают нам довольно полную картину широкого ряда приспособлений почечных чешуй, служащих для защиты от влияния низких температур и от излишней транспирации в зимних условиях.

Что же касается структурных особенностей почечных чешуй *Grossulariaceae*, то в этом направлении сведений совсем мало. Только в двух работах, М. Н. Пантелеевского (1910) и М. А. Ефимовой (1955), приводятся некоторые данные по анатомии чешуй, в основном у *Ribes nigrum* L. Другие же исследователи касались только морфологии почечных чешуй крыжовниковых (Janczewsky, 1906а, б, 1907; Вольф, 1908; Павлова, 1931, 1951; Говорухин, 1948; Андреева, 1960; Шилова, 1967, и др.).

Как известно, у крыжовниковых на побеге текущего года образуются листовые и смешанные почки. В смешанных почках закладываются, кроме 1—2 соцветий, обычно 3—4 листовых примордия (Павлова, 1951; Шитт, 1958, и др.).

Почки крыжовниковых спирально расположенные, свободные, черешчатые или сидячие, покрыты многочисленными спирально расположенными чешуйками (Вольф, 1908; Говорухин, 1948).

Почечные чешуи крыжовниковых образованы из сравнительно мало измененных листовых оснований — черешков. Пластинка листа при этом не развивается. Такие чешуи и почки называют черешковыми (Troll, 1939; Говорухин, 1948; Foster a. Gifford, 1959; Федоров и др., 1962).

Нашей задачей было сравнительное изучение анатомических особенностей чешуй зимующих почек различных родов и подродов [1] сем. *Grossulariaceae*, данные которого могут быть использованы для таксономических целей.

Объекты исследования: род *Ribes*, подрод *Eucoreosma*: *R. nigrum* L., *R. dikuscha* Fisch.; *R. pauciflorum* Turcz.; подрод *Berisia*: *R. diacantha* Pall.; *R. alpinum* L.; подрод *Ribesia*: *R. vulgare* Lam., *R. manschuricum* Kom., *R. rubrum* L.; подрод *Symphocalyx*: *R. aureum* Pursh; род *Grossularia*: *G. reclinata* (L.) Mill., *G. downingiana* A. Berger.

Исследовались в основном уже сформированные почки, взятые в ноябре—январе с годичных побегов. Почки фиксировались частично в 70° спирте, частично в формоло-уксусном фиксаторе. Срезы приготовлялись по обычной анатомической методике.

Результаты исследования

Род RIBES

Подрод Eucoreosma

Ribes nigrum, *R. dikuscha*, *R. pauciflorum*. Покровные чешуи почек крыжовниковых начинают формироваться весной. Время цветения — самый активный период их образования. По данным Н. В. Шиловой (1967), почки *R. nigrum* формируются в течение 4—4.5 месяцев.

Обычно у *R. nigrum* образуется от 8 до 14 больших кроющих почечных чешуй (рис. 1, *1—11*). Чешуи, как правило, имеют 3 ясно выраженные жилки, но у первых маленьких треугольных чешуек наблюдается только одна жилка (1-я—4-я чешуи). Все чешуи, кроме самых первых сухих и рано опадающих (рис. 1, *1—4*), густо покрыты с наружной стороны округлыми желтыми железками (рис. 1, *5—11*). Чем глубже внутрь почки, тем железок на наружной поверхности чешуй становится больше. Кроме того, все чешуи, за исключением самых внутренних, покрыты про-

[1] Подроды рода *Ribes* приводятся по А. И. Поярковой (1936).

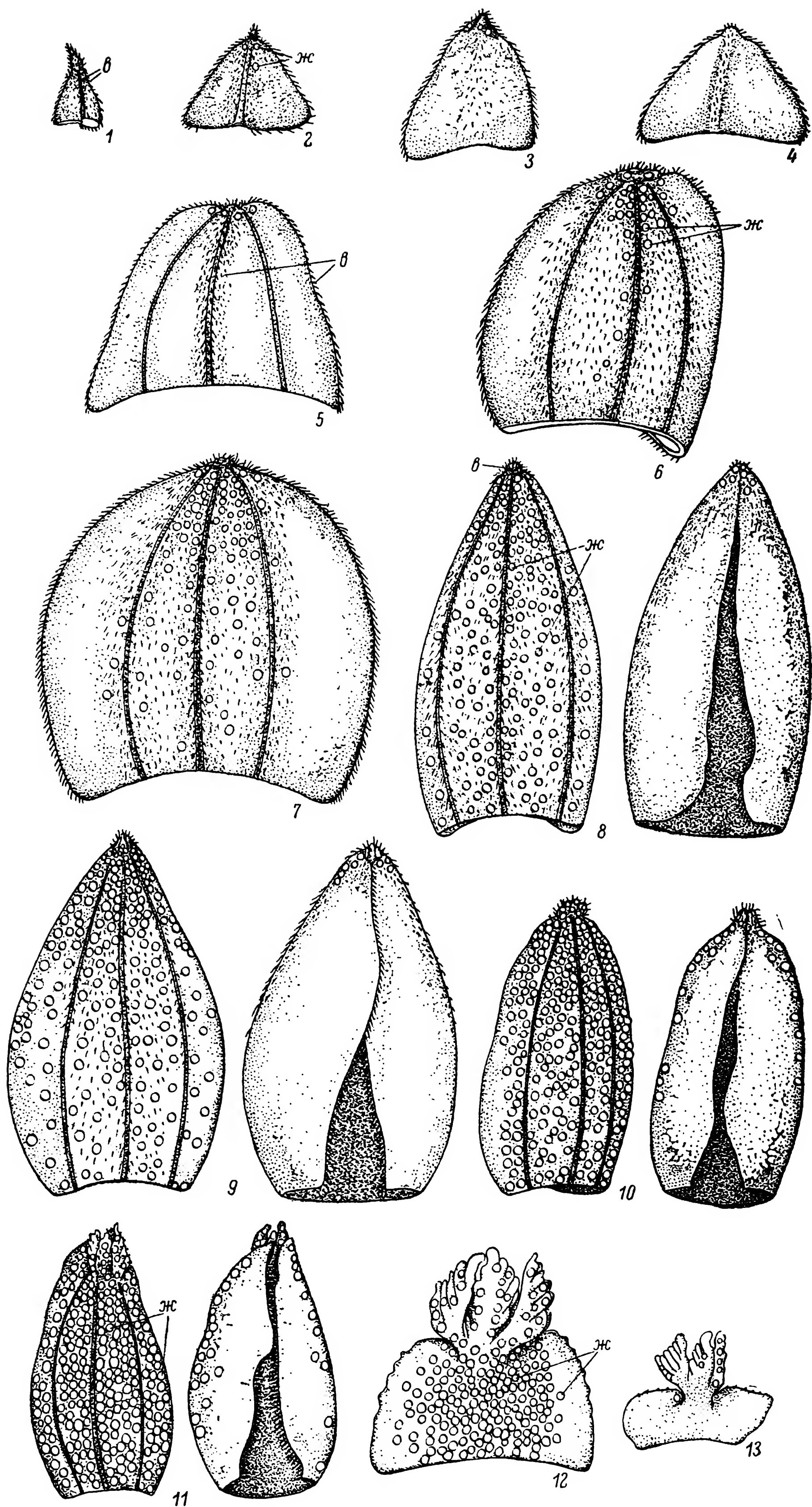


Рис. 1. *Ribes nigrum*, кроющие чешуи (*1—11*) и примордиальные листья (*12—13*) смешанной почки.

в — простые волоски, *ж* — железки.

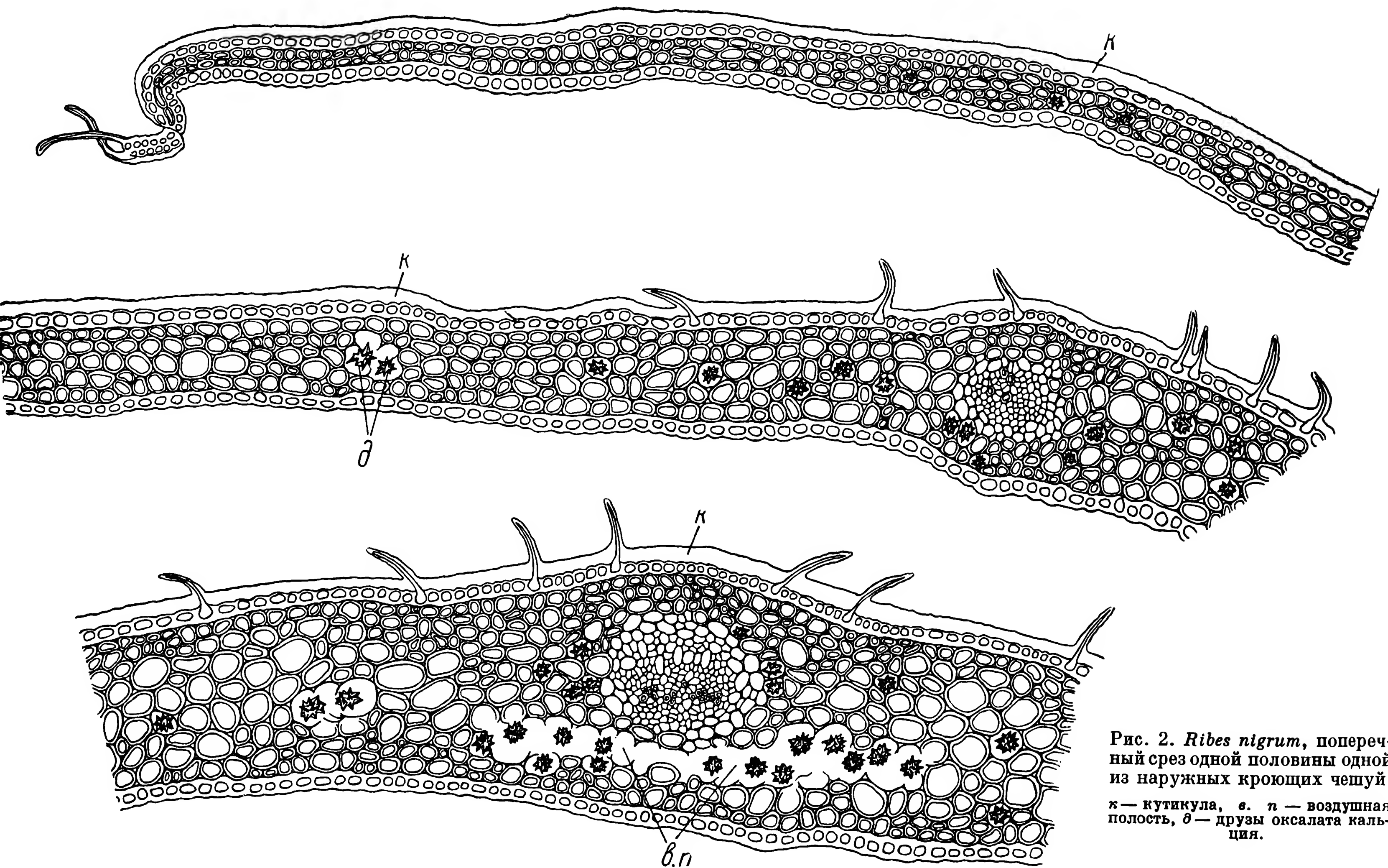


Рис. 2. *Ribes nigrum*, поперечный срез одной половины одной из наружных кроющих чешуй.

к — кутикула, в. п — воздушная полость, д — друзы оксалата кальция.

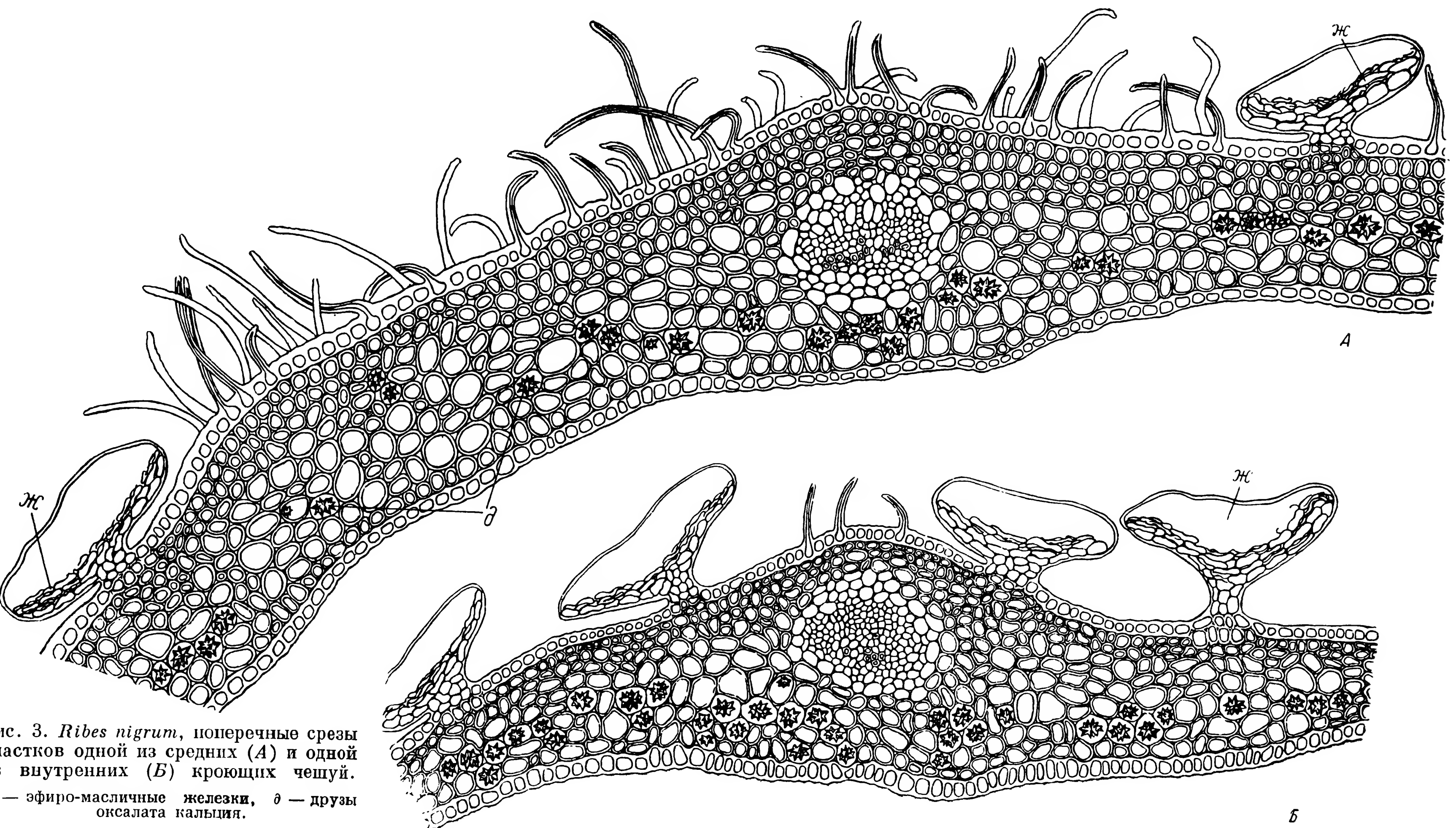


Рис. 3. *Ribes nigrum*, поперечные срезы участков одной из средних (*А*) и одной из внутренних (*Б*) кроющих чешуй.

ж — эфиро-масличные железки, *д* — друзы оксалата кальция.

стыми волосками; особенно густо волоски располагаются на «киле» — недоразвитой и обычно подсыхающей пластинке листа, киль легко обламывается. И если у самых внутренних чешуй (рис. 1, *11*) железок наблюдается больше, чем у наружных, то волоски у самых внутренних чешуй остаются только на киле. Края чешуй также покрыты волосками, более длинными, чем на наружной поверхности чешуи.

Железки, так же как и простые волоски, обычно располагаются вдоль жилок, особенно густо вдоль средней жилки (рис. 1). Боковые части чешуй, т. е. те места, которые не соприкасаются с внешней средой, обычно не имеют на своей поверхности ни железок, ни волосков. Самые крупные чешуи средние, куполообразные, они целиком охватывают почку, наружные же чешуи лишь слабо прикрывают основание почки. Следующие за чешуями зачаточные листочки (рис. 1, *12*, *13*) также густо покрыты желтыми железками, но волосков не имеют.

1-я—8-я чешуи имеют красноватый оттенок, особенно по краям, 9-я чешуя и следующие за ней зеленые. Покраснение чешуй наблюдается в сентябре—октябре, т. е. в связи с наступлением низких температур, в августе почти все чешуи бывают еще зеленые.

Как мы видим на рис. 2 и 3, наружная чешуя — наиболее тонкая за счет меньшего размера клеток, количество же слоев во всех чешуях сохраняется (в средней части от 6 до 9, на краях до 2 рядов клеток). Внутренние чешуи более крупноклетные и, следовательно, более широкие, особенно в области средней жилки. Морфологически верхняя поверхность чешуй почек *R. nigrum* покрыта простыми коническими волосками и своеобразными многоклеточными железками. Как уже отмечалось, у внутренних чешуй количество железок больше, чем у наружных. На краях чешуй также образуются простые одноклеточные, а иногда двуклеточные конические волоски, но более длинные.

Рис. 3, *А* и *Б*, показывает, что на этой стадии развития чешуй железки уже вполне сформированы. Верхние клетки железок разрушились, остальные ряды клеток сжались и деформировались под давлением эфирных масел, накапливающихся в полости железки, под кутикулярной оболочкой (как известно, накопление определенных эфирных масел обусловливает специфический запах черной смородины).

Железки *R. nigrum* имеют эпидермальное происхождение. Одна из клеток эпидермиса сильно увеличивается в размере, затем делится продольно (рис. 4, *а*, *б*, *в*). Образующиеся 2 клетки также увеличиваются в размерах, и затем обе делятся тангентально (рис. 4, *г*). Далее происходит ряд радиальных и частично тангентальных делений (рис. 4, *д*, *е*, *ж*, *з*, *и*). Хорошо развитая железка состоит из 3—4 слоев клеток, ножка у нее очень короткая, так что железка почти сидячая (рис. 4, *к*, *л*).

Наружный эпидермис наружных чешуй *R. nigrum* покрыт довольно толстым слоем кутикулы и представлен маленькими толстостенными клетками. Внутренний, несколько менее толстостенный эпидермис наружных чешуй покрыт сравнительно тонким слоем кутикулы. Наружные эпидермисы средних и внутренних чешуй (рис. 3, *А*, *Б*) представлены довольно толстостенными клетками; толщина слоя кутикулы, их покрывающая, постепенно уменьшается к центру почки. Устьица встречаются в наружном эпидермисе наружных и внутренних чешуй, но в сравнительно небольшом количестве.

Мезофилл как наружных, так и внутренних чешуй состоит из довольно толстостенных паренхимных клеток (в средней части почки клетки являются более толстостенными, чем в верхней части и у основания).

Пластинчатой и уголковой колленхимы, о которой пишет в своей работе М. А. Ефимова (1955), в чешуях *R. nigrum* мы не обнаружили.

С наступлением холодов у покровных чешуй наблюдается отслаивание эпидермального и субэпидермального рядов клеток от остальных слоев мезофилла; образуются воздушные полости, особенно часто в местах скопления друз оксалата кальция, так как клетки, содержащие

друзы, обычно тонкостенные и легко разрываются. В январе—феврале бо́льшая часть площади покровных чешуй бывает занята воздушными полостями, что особенно характерно для наружных и средних чешуй.

Проводящая система кроющих чешуй представлена 3 сравнительно небольшими пучками, средний пучок наиболее крупный; пучки коллатеральные, состоят из прокамбия, первичной ксилемы и флоэмы (рис. 5).

Вокруг проводящих пучков и внутри них обычно наблюдается много клеток с дубильными веществами, они накапливаются почти во всех чешуях черной смородины; особенно много их у крайних наружных чешуй, в клетках внутренних чешуй их гораздо меньше. Дубильные веще-

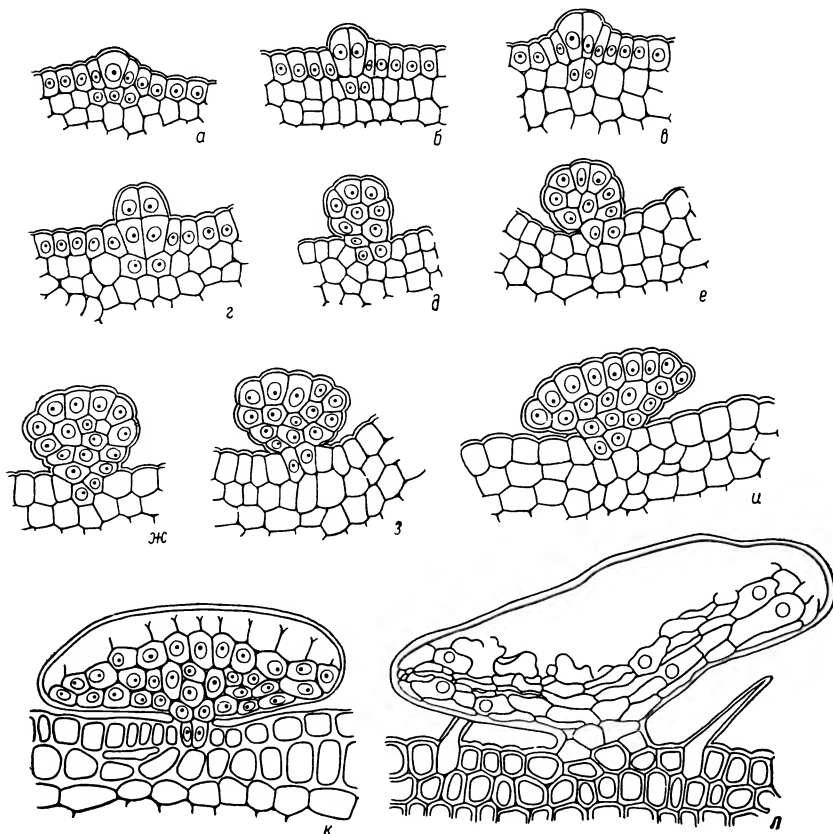


Рис. 4. *Ribes nigrum*, онтогенез железки (поперечные срезы).

ства распределяются в основном в наружном эпидермисе, субэпидермальном слое и над проводящими пучками.

Как уже упоминалось, почти во всех чешуях *R. nigrum* есть антоциан. Больше всего его накапливается в наружных чешуях. У внутренних чешуй антоциан содержится в эпидермисе, в субэпидермальном слое и в некоторых клетках мезофилла. Кроме того, все чешуи почек *R. nigrum* богаты хлоропластами, во всех чешуях накапливается много друз оксалата кальция, особенно много друз под проводящми пучками. Если рассматривать чешуи на продольных срезах, то скопления друз оксалата кальция предстают в виде поясов, тянущихся вдоль чешуй почти на всем их протяжении под средней жилкой. Это явление связано с активными процессами обмена, происходящими в почках, и в данном случае оксалат кальция является скорее всего отбросом.

Анатомическое строение кроющих чешуй *R. dikuscha* в основном сходно с таковыми у *R. nigrum*. Наружный и внутренний эпидермисы, так же как у *R. nigrum,* состоят из утолщенных клеток, причем наруж-

ный эпидермис снабжен слоем кутикулы, особенно мощным у самых наружных чешуй.

Мезофилл *R. dikuscha* представлен утолщенными паренхимными клетками, лишь в средней части чешуй, где накапливается много друз оксалата кальция, наблюдаются тонкостенные клетки. Внутренние чешуи по сравнению с наружными отличаются большими размерами клеток и более рыхлым их расположением. У *R. dikuscha*, так же как и у *R. nigrum*, покровные чешуи зимующих почек имеют много воздушных полостей, образующихся как за счет расслоения, так и за счет разрывов клеток, содержащих друзы оксалата кальция.

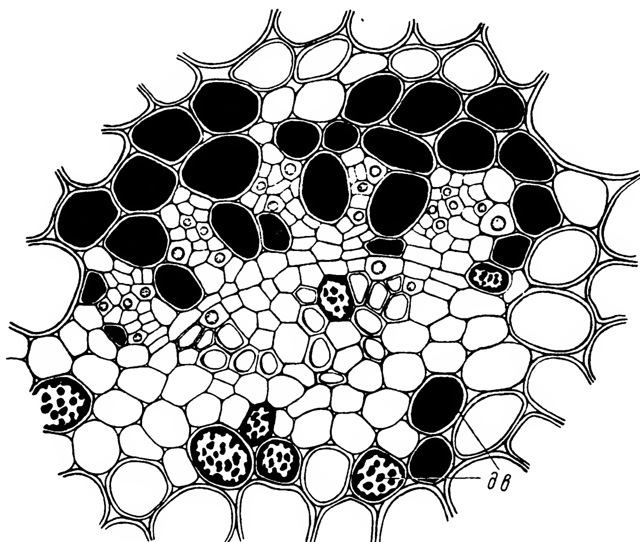


Рис. 5. *Ribes nigrum*, поперечный срез средней жилки одной из средних кроющих чешуй.

д. в — дубильные вещества.

Проводящая система чешуй *R. dikuscha* представлена, как и у *R. nigrum*, тремя коллатеральными пучками с первичной ксилемой и первичной флоэмой.

Как и у чешуй *R. nigrum*, почти все чешуи *R. dikuscha* в своей средней части вдоль жилок густо покрыты небольшими одноклеточными простыми волосками, имеющими довольно толстый слой кутикулы, а также многоклеточными округлыми железками; последних особенно много у внутренних чешуй с небольшим волосяным покровом.

Края чешуй *R. dikuscha* густо покрыты волосками, превосходящими по длине волоски наружной поверхности. Боковые части чешуй, более нежные и тонкие (до 2 рядов клеток), не несут на своей поверхности ни волосков, ни железок.

Как и у *R. nigrum*, у *R. dikuscha* много дубильных веществ, распределенных в клетках диффузно, особенно много их в клетках эпидермиса, субэпидермального слоя и вокруг пучков. Антоциана обнаружено мало. Друзы оксалата кальция накапливаются во всех чешуях и особенно в большом количестве вдоль средней жилки.

У покровных чешуй еще одного рассмотренного нами вида подрода *Eucoreosma* — *Ribes pauciflorum* наблюдаются те же структурные особенности.

Подрод **Berisia**

Ribes diacantha, *R. alpinum*. Обычно у *R. diacantha* образуется от 6 до 8 небольших тонких, нежных, светло-зеленых чешуй. Первые чешуйки совсем маленькие, треугольные, коричневатые, сухие, зачастую только

с одной жилкой, остальные чешуи имеют 3 жилки. Размер чешуй, располагающихся по спирали, постепенно увеличивается; обычно 5-я и 6-я чешуи наиболее крупные, охватывают всю почку в виде колпачка, оставляя незакрытым лишь небольшой сектор. Все чешуи *R. diacantha* имеют красноватый оттенок, особенно в средней части вдоль жилок. На наружной поверхности чешуй вдоль жилок располагаются короткие одноклеточные волоски, их немного, более густо они располагаются на «киле». В отличие от других видов, у *R. diacantha* волоски иногда встречаются и на морфологически нижней стороне чешуй, особенно в их верхней части. В отличие от других видов крыжовниковых, на краях чешуй *R. diacantha,* кроме коротких одноклеточных волосков, имеется большое количество крупных широких многоклеточных железистых волосков (рис. 6, *В, Г.*). У средних и внутренних чешуй они преобладают, к основанию почки их количество возрастает. У тех чешуй, у которых края сближены, железистые волоски на противоположных краях располагаются так, что они плотно входят в промежутки друг между другом. Так как чешуи в это время растут в основном своим основанием, то легко можно проследить от основания к вершине чешуи все фазы развития железистых волосков. Они имеют эпидермальное происхождение, разросшаяся эпидермальная клетка делится продольно, затем тангентально, образуя 4 клетки, далее эти клетки претерпевают целый ряд радиальных и тангентальных делений. С созреванием железистых волосков происходит сильное разрастание их эпидермальных клеток (рис. 6, *Г*), заполняющихся секретом. У зрелых железистых волосков эпидермальные клетки, растянутые как пузыри, легко разрываются.

У внутренних чешуй на краях встречаются почти исключительно одни железистые волоски, у наружных чешуй преобладают простые волоски, железистые встречаются только в зрелом состоянии.

Анатомическое строение чешуй *R. diacantha* также отличается от такового у видов подрода *Eucoreosma.* У *R. diacantha* почти вся ткань наружных и средних чешуй колленхиматозная (рис. 6, *А*, *Б*), только в средней части располагаются большие паренхимные клетки с крупными межклетниками, колленхиматозными являются и оба эпидермиса. У внутренних чешуй колленхиматозность не выражена. Как и у *R. nigrum*, клетки, содержащие друзы оксалата кальция, тонкостенные и легко разрываются. Так как у *R. diacantha* друзы накапливаются в большом количестве, особенно вдоль жилок (сплошной пояс друз под средней жилкой), то и воздушных полостей образуется также много. Воздушные полости образуются и за счет расслоения клеток, но в меньшей степени.

Все чешуи *R. diacantha* в своей средней части более широкие (до 6 рядов клеток), к краям же более тонкие (до 2 слоев) и нежные, состоят из тонкостенных клеток и не несут на своей поверхности волосков. Наружные чешуи покрыты довольно широким слоем кутикулы (рис. 6, *А*), у средних чешуй слой кутикулы менее широкий, но кутикула заходит между клетками эпидермиса. У наружных чешуй тонким слоем кутикулы покрыт и внутренний эпидермис.

У подсыхающих самых наружных чешуй почек *R. diacantha* средние слои клеток сильно сжаты, чешуя имеет примерно 3—4 слоя клеток и толщина слоя кутикулы достигает половины толщины всей чешуи.

Чешуи *R. diacantha* имеют 3 проводящих сосудистых пучка такого же типа, что и у *R. nigrum.*

Все чешуи *R. diacantha* содержат антоциан и дубильные вещества. У наружных чешуй они заполняют почти все клетки. У внутренних чешуй антоциан содержится в основном в клетках наружного эпидермиса и в субэпидермальном слое, а дубильные вещества накапливаются лишь в клетках обоих эпидермисов и вокруг проводящих пучков.

У *R. alpinum,* представителя этого же подрода, также развивается от 6 до 10 чешуй, но несколько более широких, чем у *R. diacantha.* У *R. alpinum* имеются такие же железистые волоски, как и у *R. diacantha*, но более узкие, с более длинной ножкой и в гораздо меньшем количестве.

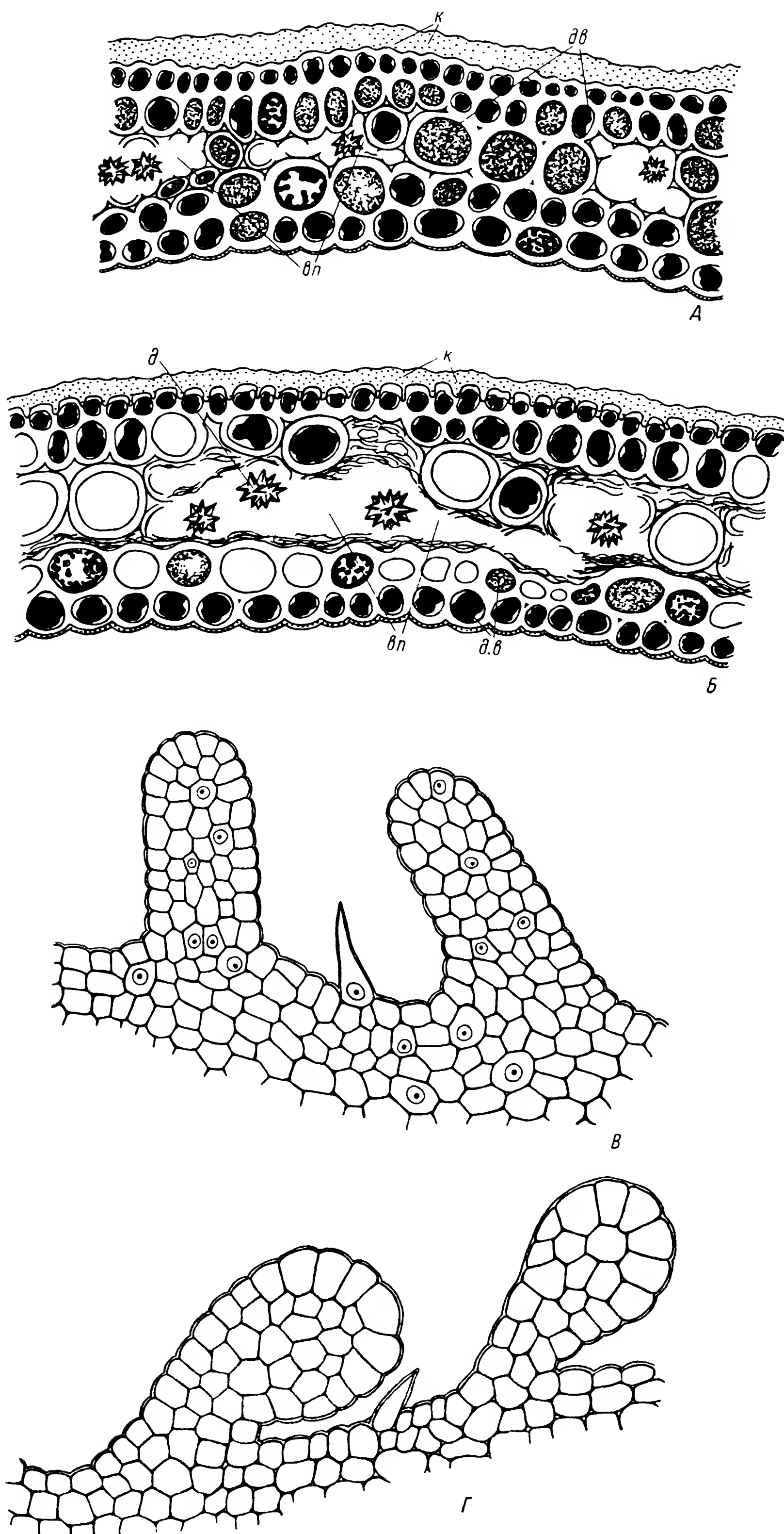


Рис. 6. *Ribes diacantha*, поперечные срезы участков одной из наружных (*А*), одной из средних (*Б*) кроющих чешуй и края одной из внутренних (*В*) и одной из средних кроющих чешуй (*Г*).

д. в — дубильные вещества, *к* — кутикула, *в. п* — воздушная полость, *д* — друзы оксалата кальция.

На краях наружных чешуй и в верхней части средних чешуй наблюдаются большей частью одни одноклеточные волоски. Железистых волосков больше всего образуется у оснований чешуй, особенно там, где края чешуй не заходят друг за друга.

У *R. alpinum* наблюдаются те же структурные особенности, что и у *R. diacantha* — ткань, составляющая наружные чешуи, большей частью колленхиматозная. У средних чешуй мы наблюдали образование уголковой колленхимы под внутренним эпидермисом, самые наружные подсыхающие чешуи *R. alpinum* имеют 2—3 слоя колленхиматозных клеток, средние разрушающиеся слои сильно сжаты. У этих чешуй очень толстостенный и пористый наружный эпидермис, хорошо заметны широкие простые поры между соседними клетками в субэпидермальных слоях, а также видны поры, идущие через толщу кутикулы. Кутикула у наружных чешуй достигает половины всей толщины чешуи. Соответственно, чем глубже внутрь почки, тем кутикула, покрывающая чешуи, становится тоньше.

В отношении накопления дубильных веществ и антоциана у *R. alpinum* наблюдаются те же закономерности, что и у *R. diacantha.* Так же как у *R. diacantha,* у *R. alpinum* наблюдаются большие скопления друз оксалата кальция вдоль средней жилки.

Подрод **Ribesia**

Ribes vulgare, *R. rubrum*, *R. manschuricum*. Обычно у *R. vulgare* образуется от 8 до 10 спирально расположенных небольших почечных чешуй, у *R. rubrum* — от 8 до 12; у *R. manschuricum* — от 12 до 16 чешуй. Все чешуи, кроме самых внутреннних, сухие, коричневые, кожистые и с наружной поверхности очень густо покрыты короткими, одноклеточными волосками, особенно много их в области жилок. Волоски эти большей частью имеют ярко-белую окраску, заполнены воздухом. Как и у других видов крыжовниковых, первые чешуи маленькие, очень сухие, с одной жилкой, остальные чешуи имеют 3 жилки и, постепенно увеличиваясь, охватывают почку целиком, 5—6-я или 7-я чешуи обычно самые крупные. Самые внутренние чешуи нежные, зеленые, только «киль» их чешуи остается коричневым и сухим, 6—8-я чешуи обычно имеют зеленую нижнюю часть на $^1/_2$ или на $^1/_3$ их высоты и т. д.

На краях чешуй располагаются длинные одноклеточные или двуклеточные волоски, более длинные, чем с наружной поверхности; они переплетаются друг с другом, образуя густой покров. Наряду с ними у *R. vulgare* на краях чешуй располагаются также многоклеточные железистые волоски (рис. 7, А), напоминающие железистые волоски *R. diacantha*, но гораздо меньшего размера; у других исследованных видов этого подрода наблюдаются на краях чешуй такие же образования. Железистые волоски обычно располагаются наряду с простыми волосками в зеленой части чешуи. У основания чешуи обычно наблюдаются одни железистые волоски, и здесь можно увидеть все фазы их развития; у самых наружных, целиком коричневых чешуй, встречаются только простые волоски.

Анатомическое строение чешуй сходно у всех исследованных видов этого подрода (*R. vulgare*, *R. rubrum*, *R. manschuricum*). Мезофилл всех чешуй, кроме самых внутренних, образован довольно толстостенными паренхимными клетками. Нижний и верхний эпидермисы также состоят из толстостенных клеток, особенно это характерно для наружных чешуй, последние отличаются от внутренних толщиной кутикулы, покрывающей наружный эпидермис. У самых наружных чешуй наружый эпидермис очень толстостенный, покрыт мощным слоем кутикулы, средние слои клеток сжаты и облитерированы, очень много воздушных полостей за счет разрывов клеток в местах скопления друз оксалата кальция, в остальных чешуях также наблюдается образование воздушных полостей как за счет разрывов клеток, так и за счет расслоения (рис. 7, *Б*).

В наружном эпидермисе чешуй встречается довольно много устьиц. Проводящие пучки чешуи *R. vulgare* подобны проводящим пучкам *R. nigrum.*

Все чешуи почек *R. vulgare*, как и других видов этого подрода, характеризуются накоплением большого количества антоциана, последний накапливается почти во всех клетках наружных чешуй, у внутренних чешуй

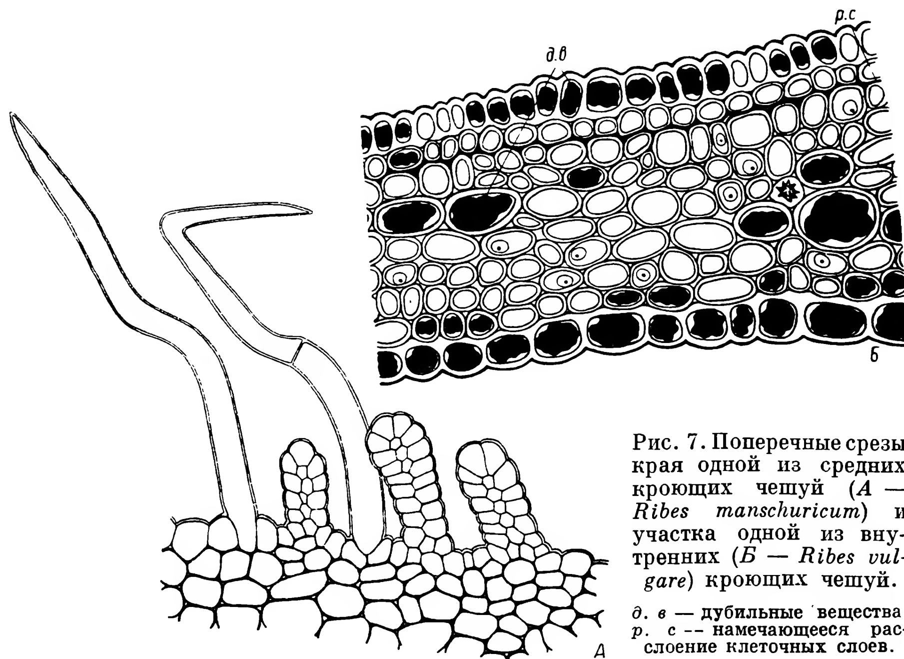


Рис. 7. Поперечные срезы края одной из средних кроющих чешуй (*А* — *Ribes manschuricum*) и участка одной из внутренних (*Б* — *Ribes vulgare*) кроющих чешуй.

д. в — дубильные вещества, *р. с* — намечающееся расслоение клеточных слоев.

антоциан содержится в основном в эпидермальных клетках, так же много накапливается в чешуях у видов этого подрода дубильных веществ. В отношении расположения клеток, содержащих дубильные вещества, а также друзы оксалата кальция, наблюдаются те же закономерности, что и у других видов крыжовниковых.

У чешуй других исследованных видов этого подрода, *R. rubrum* и *R. manschuricum*, наблюдаются, как уже упоминалось, те же структурные особенности, что и у *R. vulgare*. Отличия незначительны.

Подрод **Symphocalyx**

Ribes aureum. У *R. aureum* обычно образуется от 6 до 13 чешуй. Первые наружные чешуи подсохшие, коричневатые, внутренние — зеленые. В отличие от *R. nigrum,* чешуи *R. aureum* большей частью имеют более широкое основание. Все чешуи *R. aureum* с наружной поверхности покрыты одноклеточными коническими, довольно длинными волосками, на внутренней поверхности также встречаются простые волоски. У внутренних чешуй количество волосков увеличивается, особенно длинные волоски наблюдаются на «килях» и вдоль жилок, на краях чешуй *R. aureum* волоски несколько длиннее и располагаются особенно густо. Головчатые железистые волоски имеются только на листьях.

Наружные чешуи *R. aureum* состоят из 6—7 рядов плотно сомкнутых тонкостенных клеток, только клетки наружного эпидермиса имеют утолщенную наружную стенку и покрыты толстым слоем кутикулы (рис. 8, *А*). Устьица встречаются как во внутреннем, так и в наружном эпидермисе. Средние и внутренние чешуи почки имеют более рыхлое расположение, утолщенные стенки клеток и очень часто большие полости, образующиеся за счет расслоения и разрывов клеток (рис. 8, *Б, В*). Толщина слоя ку-

тикулы у средних и внутренних чешуй по сравнению с наружными сильно уменьшается.

У средних чешуй обычно внутренний эпидермис и 2—4 слоя под ним являются колленхиматозными, у более наружных чешуй колленхиматозными оказываются и наружный эпидермис, и субэпидермальный слой.

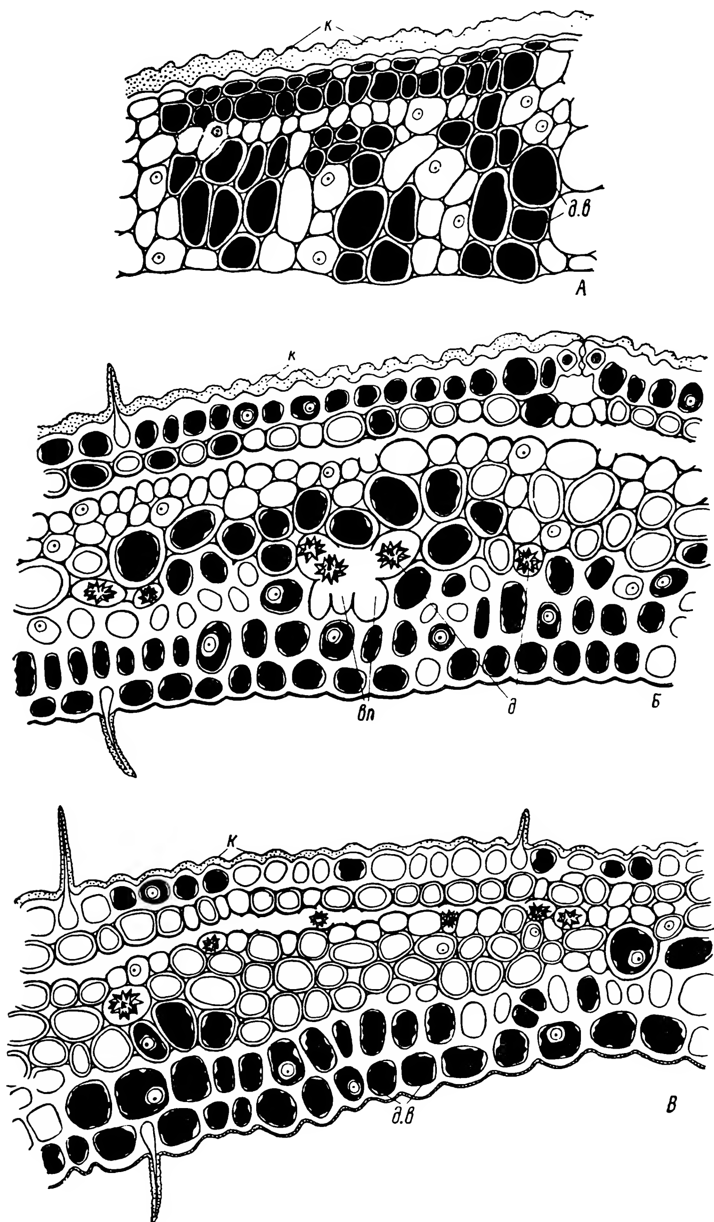


Рис. 8. *Ribes aureum*, поперечные срезы участков одной из наружных (*А*), одной из средних (*Б*) и одной из внутренних (*В*) кроющих чешуй.

д. в — дубильные вещества, *к* — кутикула, *в. п* — воздушная полость, *д* — друзы оксалата кальция.

Чешуи *R. aureum* снабжены, как и чешуи других видов крыжовниковых, 3 жилками, близко друг к другу расположенными; проводящие пучки *R. aureum* напоминают пучки *R. nigrum*.

Как почти у всех других исследованных видов крыжовниковых, чешуи *R. aureum* содержат антоциан, особенно много его находится в наружных

чешуях. Кроме того, в чешуях *R. aureum* накапливается очень много дубильных веществ. Закономерности расположения клеток, содержащих дубильные вещества и антоциан, такие же, как и у других видов крыжовниковых. Так же, как у многих других видов, в чешуях *R. aureum* накапливается очень много друз оксалата кальция, под проводящими пучками — целый пояс друз, что хорошо заметно на продольном срезе.

Род GROSSULARIA

Grossularia reclinata, *G. downingiana*. Обычно у *G. reclinata* развивается от 7 до 15 маленьких почечных чешуй. Как и у других крыжовниковых, первые чешуи очень маленькие, затем размер их постепенно увеличивается и они частично перекрывают друг друга. Бо́льшая часть чешуй почек *G. reclinata* темно-коричневые и только внутренние чешуи зеленые. Средние чешуи бывают зеленые на $1/3$ или $1/2$ их высоты, так как у них высыхает только верхняя часть. Как и у других видов крыжовниковых, маленькие наружные чешуи *G. reclinata* снабжены одной жилкой, остальные 3 жилками.

В отличие от других исследованных видов поверхность чешуй *G. reclinata* покрыта сравнительно небольшим количеством простых волосков, в основном волоски встречаются у «киля» — недоразвитой пластинки листа, по краям же чешуй волоски располагаются густо и являются довольно длинными. Длина этих волосков увеличивается от основания к верхушке чешуи и, кроме того, у внутренних чешуй волоски на краях чешуй длиннее, чем у наружных. Длинные, тонкие и нежные волоски на краях внутренних чешуй переплетаются друг с другом, образуя защитный покров. На краях чешуй, кроме простых волосков, изредка встречаются и железистые (рис. 9, *Г*), напоминающие железистые волоски *R. diacantha*, но меньшего размера. Но они обычно встречаются у самого основания чешуй, ближе к оси, и не у всех чешуй, а большей частью у внутренних, поэтому наличие их нельзя считать постоянным признаком.

В отличие от других исследованных видов, у *G. reclinata* наружные чешуи не имеют толстого кутикулярного покрова. Слой кутикулы, покрывающий наружные чешуи, сравнительно тонкий, но зато оболочки клеток наружного эпидермиса и 2 или 3 субэпидермальных слоев обычно являются сильно утолщенными и одревесневшими (рис. 9, *А*, *В*). Толстостенные клетки наружного эпидермиса снабжены большим количеством пор.

Обычно одревеснение наблюдается не по всей длине чешуи, а только в ее средней части (рис. 9, *Б*). Боковые части чешуй, не соприкасающихся с наружной средой, обычно более нежные и одревеснение у них не наблюдается; только у самых наружных маленьких чешуй, которые целиком соприкасаются с наружной средой, одревеснение происходит по всей их длине. Наружная чешуя обычно состоит из 2—3 рядов одревесневших, очень толстостенных клеток и 2 рядов тонкостенных, плотно расположенных клеток; средние тонкостенные слои, где обычно накапливаются друзы оксалата кальция, облитерируются и сжимаются окружающими клетками (рис. 9, *А*); под проводящими пучками, где всегда накапливается особенно много друз оксалата кальция, образуются большие воздушные полости. Таких чешуй бывает до 5, затем располагаются чешуи с одним слоем одревесневших клеток и т. д. У средних чешуй, в отличие от наружных, клетки мезофилла (неодревесневшие слои) обычно имеют утолщенные стенки и кутикула покрывает оба эпидермиса. У внутренних чешуй оболочки клеток наружного эпидермиса лишь слабо утолщены (рис. 9, *Д*).

Чешуи *G. reclinata* снабжены 3 небольшими проводящими пучками, выделяется более крупный средний пучок; пучки коллатеральные, состоят из первичной ксилемы и первичной флоэмы.

Как и у других видов крыжовниковых, чешуи *G. reclinata* очень богаты антоцианом и дубильными веществами. У наружных чешуй они

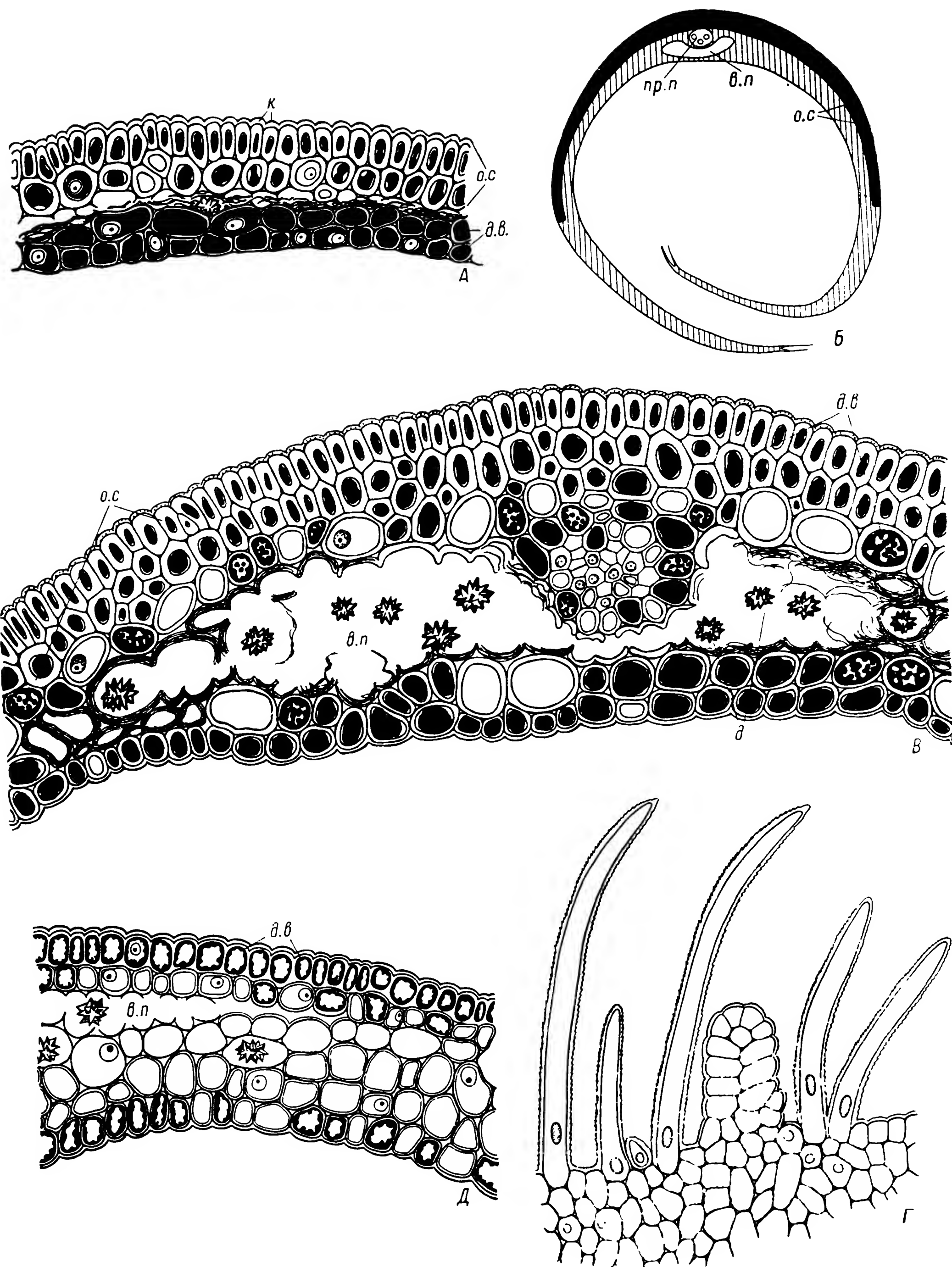


Рис. 9. *Grossularia reclinata*, поперечные срезы участка наружной кроющей чешуи (*А*), одной из наружных чешуй (*Б*), участка одной из наружных кроющих чешуй со средней жилкой (*В*), края (*Г*) и участка (*Д*) одной из внутренних чешуй.

о. с — одревесневшие слои клеток, *пр. п* — проводящий пучок, *д. в* — дубильные вещества, *к* — кутикула, *в. п* — воздушная полость, *д* — друзы оксалата кальция.

содержатся почти во всех клетках (рис. 9, *А, В*), у средних чешуй антоциан содержится в основном в обоих эпидермисах и в субэпидермальных слоях, дубильных веществ также становится меньше, у внутренних чешуй дубильные вещества содержатся лишь в эпидермальных клетках и вокруг проводящих пучков (рис. 9, *Д*). У чешуй *G. reclinata* имеется хорошо выраженный пояс друз оксалата кальция вдоль проводящих пучков, что свойственно и другим видам крыжовниковых.

У *Grossularia downingiana* наблюдаются те же особенности структуры, что и у *G. reclinata*, дубильных веществ и антоциана накапливается меньше, но закономерности их расположения те же.

Заключение

Наше исследование показало, что почечные чешуи различных видов крыжовниковых имеют целый ряд типичных приспособлений для защиты от излишней транспирации в зимних условиях: длинные волоски на краях чешуй для более плотного их соединения (у всех исследованных видов), пучок волосков вверху чешуи, закрывающий верхушечное отверстие, густой покров отмерших, наполненных воздухом волосков на наружной поверхности чешуй (виды рода *Ribes*); функционирующие железки, выделяющие различные секреты;[1] утолщение эпидермальных и субэпидермальных клеток, сильная кутинизация внешних стенок наружного эпидермиса (виды рода *Ribes*) и, наконец, одревеснение эпидермальных и субэпидермальных слоев (виды рода *Grossularia*). Утолщение стенок клеток мезофилла и образование колленхиматозной ткани можно считать приспособлением, придающим чешуям плотность и гибкость. Кроме того, у чешуй *Grossulariaceae* имеются также приспособления для непосредственной защиты от низких температур: воздухоносные полости, образующиеся как за счет расслоения, так и за счет разрыва клеток, содержащих друзы оксалата кальция; накопление больших количеств антоциана у наружных чешуй.

Надо отметить, что самые наружные чешуи у большинства видов *Grossulariaceae* по сравнению с внутренними чешуями отличаются большей ксероморфностью; они обычно меньшего размера, чем внутренние чешуи, клетки их располагаются гораздо более плотно.

Вполне возможно, что железки *R. nigrum* и кроющие волоски других видов крыжовниковых несут еще какие-то функции, связанные с активными процессами обмена, кроме выше названных. Такое предположение возникает в связи с тем, что наибольшее количество железок и волосков, особенно у молодых чешуй крыжовниковых, сосредоточено вдоль жилок. Известно, что неспециализированные кроющие трихомы (к каковым можно отнести и трихомы крыжовниковых), когда у них есть еще живое содержимое, имеют более высокую степень транспирации, чем другие клетки эпидермиса (Штруггер, 1953; Мирославов, 1965). Е. А. Мирославов (1965) также считает, что кроющие трихомы, формирующиеся в период эмбрионального роста органа, служат образованиями, насасывающими и испаряющими воду. Поэтому их деятельность представляет собой существенный фактор, обеспечивающий непрерывный приток воды, а вместе с ней и питательных веществ к тканям растущего органа. Затем, с образованием устьиц и межклетников, роль этих трихом снижается, они постепенно отмирают.

Исследование морфологического и анатомического строения почечных чешуй смородины по подродам выявило большое сходство у чешуй близких видов и подтвердило правильность выделения подродов рода *Ribes*. Кроме того, резкое отличие в строении кроющих чешуй у представителей рода *Ribes* и рода *Grossularia* говорит в пользу выделения *Grossularia*

---

[1] У *Ribes nigrum* и других видов подрода *Eucoreosma* наибольшее число функционирующих железок размещается на поверхности внутренних чешуй, а у других видов крыжовниковых (подроды *Berisia*, *Ribesia*) — на края зеленых, наиболее нежных частей чешуй.

в самостоятельный род. Так, для кроющих чешуй представителей рода *Ribes* характерны следующие отличительные признаки: постепенно нарастающий у наружных чешуй, доходящий до $^1/_2$ толщины всей чешуи слой кутикулы, густой волосяной покров, мезофилл из утолщенных клеток паренхимы или колленхиматозный. У кроющих же чешуй представителей рода *Grossularia* кутикула развита слабо, но наружный эпидермис и 1 или 2 субэпидермальных слоя представлены толстостенными и одревесневшими клетками.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева И. И. (1960). Дифференциация цветочных почек у смородины черной в связи с годовым циклом жизни. Сообщ. Моск. отд. Всесоюз. бот. общ., 1. — Брикк Э. (1914). О строении почек и их чешуек. (К биологии перезимовывания наших деревьев). Естествознание и география, 1. — Вольф Э. Л. (1908). Определитель по почкам лиственных древесных пород с опадающей листвой. — Говорухин В. С. (1948). Некоторые морфологические особенности подмосковных деревьев и кустарников в их развитии по сезонам года. Календарь русской природы, 1. — Ефимова М. А. (1955). Анатомическое строение кроющих чешуек почек липы, черемухи, березы и черной смородины. Уч. зап. Ленингр. пед. инст. им. Герцена, 109. — Кернер фон Марилаун А. (1901). Жизнь растений, 1. Форма и жизнь растений. — Максимов Н. А. (1952). Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, I, II. — Мирославов Е. А. (1965). Некоторые анатомо-физиологические особенности трихом цветка семейства норичниковых в связи с выполняемыми ими функциями. В сб.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. — Павлова Н. М. (1931). Смородина. — Павлова Н. М. (1951). Черная смородина СССР. Автореф. диссерт. — Пантелеевский М. Н. (1910). К вопросу об анатомическом строении зимних почек. Зап. Киевск. общ. естествоиспыт., 20, 4. — Пояркова А. И. (1936). Критический обзор дикорастущих видов смородины и крыжовника Советского Союза. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 2. — Сергеев Л. И., К. А. Сергеева, И. В. Кандарова. (1959). О появлении крахмала в генеративных почках древесных растений зимой. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 35. — Станко С. А. и Л. М. Закман. (1964). К вопросу о физиологической роли антоцианов в растениях. Бот. журн., 49, 3. — Федоров Ан. А., М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. (1962). Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. — Шилова Н. В. (1967). Особенности формирования вегетативных почек у *Ribes nigrum* L. Бот. журн., 52, 3. — Шитт П. Г. (1958). Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. — Штруггер З. (1953). Практикум по физиологии растительных клеток и тканей. — Adlerz E. (1880). Bidrag till knoppfjällens anatomi hos träd och buskartade växter (förutskickade meddelanden). Bot. Not., 6. — Areschoug F. W. C. (1871). Växtanatomiska undersökningar II. Om den inre byggnaden i de trädartade växternas knopfjäll. Foredrag i Fysiografiska Sällskapet. — Foster A. S. a. E. M. Gifford. (1959). Comparative morphology of vascular plants. — Grüss J. (1892). Beiträge zur Biologie der Knospe. Jahrb. i Wiss. Bot., XXIII. — Janczewsky E. (1906a). Species generis *Ribes* L. II. Subgenera: *Ribesia* et *Coreosma*. Bull. Intern. l'Acad. Sci. Cracovie. — Janzewsky E. (1906б). Species generis *Ribes* L. III. Subgenera: *Crossularioides*, *Grossularia* et *Berisia*. Bull. Intern. l'Acad. Sci. Cracovie. — Janczewsky E. (1907). Monographie des Groséilliers *Ribes* L. Mémoires de la Soc. Physique et d'Histoire Naturelle de Genève, 35, 3. — Mikosch K. (1876). Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken dicotyler Holzgewächse. Sitzungsberichte der Wiener Akademie, math-nat. Klass, 74, 1. — Schumann C. R. G. (1889). Anatomische Studien über die Knospenschuppen von Coniferen und dicotylen Holzgewächsen. Bibliotheca Botanica, 15. — Troll W. (1939). Die Morphologische Natur der Karpelle. Chronica Bot., 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 VIII 1970).

SUMMARY

In the course of the investigation of the morphological and anatomical structure of bract scales of hibernating buds in *Grossulariaceae* a close similarity of scales in closely allied species was established. It is indicative of the correctness of distinguishing the subgenera of the genus *Ribes* according to Poyarkova (Пояркова, 1936). The wide difference in the structure of bud scales between the representatives of the genera *Ribes* and *Grossularia* affords the evidence in favour of distinguishing *Grossularia* as a separate genus.

УДК 581.524.44 : 631.4 : 581.526.533(471.21)

М. Л. Раменская

АНАЛИЗ СОПРЯЖЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ПРИЗНАКОВ ФИТОЦЕНОЗОВ И ПОЧВ НЕЗАБОЛОЧЕННЫХ ГОРНЫХ ТУНДР МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

M. L. RAMENSKAYA. ANALYSIS AND CORRELATION OF CERTAIN CHARACTERS OF PHYTOCOENOSES AND SOILS OF NONMARSHY MOUNTAIN TUNDRAS OF THE MURMANSK REGION

Анализ признаков 22 фитоценозов и почвенных профилей показал слабую сопряженность морфологических почвенных признаков как между собой, так и с признаками растительности. Сопряженность как совместная встречаемость или, наоборот, регулярная взаимозаменяемость некоторых видов растений выражена довольно четко.

Вопросам взаимозависимости растительных группировок и почв (и условий среды в целом), а также поискам сопряженности отдельных признаков тех и других уделяется в настоящее время все больше внимания в связи со стремлением глубже познать причинность явлений, обусловливающих формирование и динамику растительного покрова различных территорий. Ведущее значение в этой области принадлежит методу стационарных дробных учетов и длительных наблюдений и экспериментальному методу. Детальному анализу тундровых и лесотундровых группировок посвящено довольно много работ, в частности работы Б. Н. Норина (1965 и др.); структурой почвенного покрова тундр занималась Е. Н. Иванова (1962 г.) и другие; есть и работы, в которых анализируется на конкретных мелких площадях связь между тундровыми фитоценозами и почвами (Миняев, 1963; Боч и др., 1969). Однако некоторые корреляции можно установить и путем анализа обычных описаний, которые выполняются при общем обследовании больших площадей.

Материалом для статьи послужили данные, собранные в 1965 и 1966 гг. во время полевых исследований возможности применения биогеохимического метода индикации рудных месторождений в Мурманской области.

Мы приводим общую характеристику и даем анализ некоторых признаков 22 конкретных описаний незаболоченных горных тундр; описания сделаны по обычной методике, принятой при маршрутном геоботаническом обследовании территорий, т. е. за их основу берется субъективная оценка обилия и проективного покрытия растений. Целью обработки геоботанических списков являлось установление пределов варьирования признаков и возможности нахождения некоторых корреляций между ними даже при таком их упрощенном учете и небольшом числе описаний.[1]

Обследовались горные тундры западной части Мурманской области — Печенгской возвышенности и Лавна-тундры, а также горы Девичьей к югу от Мончегорска. Все три возвышенности сложены основными породами; Печенгская — диабазами с прослойками филлитов и выходами

[1] Мхи были определены Р. Н. Шляковым, лишайники — А. В. Домбровской, за что автор выражает им искреннюю благодарность.

серпентинитов, габбро и ряда других пород; Лавна-тундра — основными гранулитами; гора Девичья — габбро-норитами. Для всех точек в пределах тундрового пояса характерны слабопокатые и почти плоские вершины поднятий и ровные пологие или средней крутизны, обширные, открытые ветрам склоны, на которых снег в зимнее время не образует сколько-нибудь мощного слоя. В растительном покрове господствуют обедненные в видовом составе суровостью условий кустарничково-лишайниковые тундры. Тундры кустарничковые с загущенным и более рослым кустарничковым ярусом обычно встречаются фрагментами по участкам, защищенным зимой более глубоким слоем снега. Высоты обследованных участков — 350—500 м над ур. м.

Сокращенная характеристика ценозов приведена в табл. 1.

Группа горных кустарничково-лишайниковых ассоциаций состоит из четырех сообществ, очень сходных между собой как по физиономическому облику, так и по сложению и по составу основных компонентов ценозов. Это кустарничково-цетрариевая ассоциация и воронично-лишайниковая, которая может быть подразделена на три ассоциации: воронично-цетрариевую, воронично-цетрариево-кладониевую и воронично-кладониевую. Е. Г. Чернов (1953), отмечая как наиболее характерные для горных тундр, кустарничково-кладониевые и кустарничково-цетрариево-кладониевые ценозы, не упоминает кустарничково-цетрариевых, считая их, очевидно, мало распространенными. Однако в данных массивах и кладониевые, и цетрариево-кладониевые группировки занимают явно подчиненное положение, располагаясь по самым нижним частям пологих частных склонов и у границы с березовым криволесьем. Как по Е. Г. Чернову (1953), так и по Ю. Д. Цинзерлингу (1934), цетрариевые и кладониевые тундры связаны постепенными переходами, и состав и сложение травяно-кустарничкового яруса всех таких группировок очень сходны (только в цетрариевых тундрах увеличивается роль некоторых злаков и кустарничков с опадающей листвой). Кладониевые ценозы (характерные для мест с хорошим снеговым укрытием) с лучше развитым и более мощным (5—7 см) лишайниковым покровом и с более крупными (но не более обильными) кустарничками и также с сильно варьирующим их общим покрытием в наших описаниях не представлены.

Группировки и ценозы этой группы, представленные в описаниях, несмотря на различия в геологическом сложении трех массивов и большую геологическую пестроту каждого поднятия, представляют собой картину довольно однообразной пестроты (но почвы под ними значительно менее однородные — отчетливо выделяются 6 разновидностей). Основные различия между группировками — количественные и выражаются в градациях обилия основных видов кустарничков и в колебаниях степени их жизненности, что можно выразить их средней высотой, меняющейся от 3—5 до 10—15 см, и общим покрытием травяно-кустарничкового яруса, которое колеблется от 20—30 до 50—60%. Если выделять ассоциации только по обилию господствующих видов, то их будет 5, но это было бы правомерным только в том случае, если бы им соответствовали определенные почвенные разности, чего не наблюдается. Для тундр Таймырского полуострова также подмечена встречаемость разных почв под участками одной ассоциации и наоборот — однотипные почвы встречены под разными группировками (Боч и др., 1969).

Всего в ценозах кустарничково-лишайниковых тундр отмечено 34 вида сосудистых растений. Видовая насыщенность ценозов — 9—18 видов, причем и здесь, как и в колебаниях обилий, нельзя подметить разницы между тремя вышеуказанными группировками. Постоянно, как правило, обильно встречаются вороника *Empetrum hermaphroditum*, брусника *Vaccinium vitis-idaea*, ерник *Betula nana*. Почти постоянны *Carex bigellowii* и *Juncus trifidus*. Часто присутствуют черника *Vaccinium myrtillus*, голубика *Vaccinium uliginosum*, *Loiseleuria procumbens*. Относительно характерны пустошная *Festuca ovina* и лесные *Chamaenerion angustifolium* и *Deschampsia flexuosa*. Единственная ива, *Salix glauca*, также довольно ха-

ТАБ

Сокращенная характеристика сравниваемых

Вид	Кустарничково-лишай						
	кустарничково-цетрариевая					воро	
						воро	
	1	2	3	4	5	6	7
Empetrum hermaphroditum (Lge.) Hager.	10—15	10	10	10—15	Гарь 15	20	20
Betula nana L.	+	10	0—5	10	+	10	5
Vaccinium vitis-idaea L.	×	10	×	++	5	++	5
Arctous alpina L.	+	+	5	+	+	+	++
Carex bigellowii Torr.	—	++	—	5	++	++	5—10
Juncus trifidus L.	+	+	×	++	++	+	++
Vaccinium myrtillus L.	×	+	+	—	+	—	×
Phyllodoce coerulea (L.) Bab.	+	—	—	—	+	—	—
Vaccinium uliginosum L.	—	+	+	+	+	—	+
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.	+	—	5—10	+	+	—	+
Festuca ovina L.	—	+	+	+	—	+	—
Deschampsia flexuosa (L.) Trin.	—	—	—	—	+	—	+
Salix glauca L.	—	—	+	+	—	+	—
Diapensia lapponica L.	—	—	—	—	—	—	+
Arctostaphylos uva-ursi (L.) Spreng.	+	—	+	—	—	—	—
Andromeda polifolia L.	—	—	—	—	—	—	—
Lycopodium selago L.	—	—	—	—	—	—	—
L. pungens La Pyl.	—	—	—	—	—	—	—
L. alpinum L.	—	+	—	—	—	—	—
Chamaepericlymenum suecicum (L.) Graebn.	—	—	—	—	—	—	—
Rubus chamaemorus L.	—	—	—	—	—	—	—
Calamagrostis lapponica (Whlbg.) Hartm.	—	—	+	—	—	+	—
Agrostis borealis Hartm.	—	—	—	—	—	—	+
Carex brunnescens (Pers.) Poir.	—	—	—	—	—	—	+
C. arctogena H. Smith	—	—	—	—	—	—	—
C. glacialis Mackenzie	—	—	—	—	—	—	—
Lusula frigida (Buch.) Sam.	—	—	+	—	—	+	+
L. spicata (L.) DC.	—	—	+	—	+	—	+
L. confusa Lindl.	—	—	—	—	+	—	—
Viscaria alpina (L.) G. Don	—	—	—	—	—	—	—
Oxytropis sordida (Willd.) Pers.	—	—	—	—	—	—	—
Hieracium alpinum L.	—	—	—	—	—	—	—
Pedicularis lapponica L.	—	—	—	—	—	—	—
Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.	—	—	+	—	+	—	—
Solidago lapponica With.	—	—	—	—	—	—	—
Cetraria nivalis (L.) Ach.	70 + 30	50 + 50	70	95	+	100	60
Cladonia alpestris (L.) Rabenh.	+	+	+	+	+	+	++
Почвенная разновидность:	Горнотундровая примитивная оподзоленная	Горнотундровая примитивная неоподзоленная	Горнотундровая примитивная неоподзоленная	Горнотундровая иллювиально-гумусовая неоподзоленная	Горнотундровая примитивная неоподзоленная	Горнотундровая примитивная неоподзоленная	Горнотундровая иллювиально-гумусовая слабоподзоленная

[1] Цифры показывают процент проективного покрытия, два крестика — покрытие 4—1%, один кре

рактерна и встречается во всех группировках и на всех почвенных разностях, но сильно меняет свою жизненность, встречаясь то в виде мелких прижатых к земле кустиков, то в виде приподнимающихся довольно крупных кустов.

Мощность лишайникового покрова, большей частью сплошного, колеблется от 2—3 до 5—7 см, но чаще всего 3—4 см. Основной компонент: *Cetraria nivalis* (L.) Ach., обычно с большей или меньшей примесью *Cladonia alpestris* (L.) Rabenh. Постоянно присутствуют *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia mitis* Sandst., *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) Mass.,

ЛИЦА 1

(описания 1—22) горно-тундровых фитоценозов[1]

никовые тундры										Кустарничковые тундры				
нично-лишайниковые тундры										чернично-вороничная		вороничная		
нично-цетрариевая						воронично-цетрариево-кладониевая								
8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
20—25	25	Гарь	30—50	40	45	20—30	25	40	40	30—40	Гарь	60	95	60
		5—10									+			
5—20	++	+	0—30	0—10	15	10	5	10	10	×	+	10	5	20—30
0—10	10	0—5	0—10	10	5—10	++	10	10	10	×	0—10	++	+	5
+	+	+	+	+	++	+	+	+	+	—	+	+	—	—
++	5	+	5—10	++	+	++	0—5	++	++	—	×	×	—	—
—	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	—	—	—
+	+	×	+	—	+	—	+	×	×	20—30	25—35	10—20	+	10
—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	×	—	×	+	+
+	+	+	—	+	—	×	+	+	+	+	+	×	+	—
—	+	+	—	+	—	—	+	+	+	×	+	—	+	—
+	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—
×	+	+	+	+	—	+	—	+	—	5	5	++	—	+
—	+	—	+	—	—	25	—	+	+	—	—	+	—	—
—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
—	+	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—
—	—	—	—	—	+	—	+	+	—	+	—	—	—	—
+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×	—	—
—	+	—	—	—	+	—	—	×	—	+	—	×	—	+
—	—	—	—	—	—	—	—	×	—	×	—	×	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—
—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	×	—	+	—	×	—	—
95	50	×	100	100	50	50	35	50	90	—	—	—	—	—
++	5	—	++	+	20	50	60	40	5	30	—	—	—	—
Горнотундровая иллювиально-гумусовая слабооподзоленная	Горнотундровая иллювиально-гумусовая оподзоленная	Иллювиально-гумусово-железистый подзол	Иллювиально- гумусово-железистый подзол	Иллювиально-гумусово-железистый подзол	Горнотундровая иллювиально-гумусовая неоподзоленная	Горнотундровая иллювиально-гумусовая слабооподзоленная	Горнотундровая иллювиально-гумусовая оподзоленная	Горнотундровая иллювиально-гумусовая слабооподзоленная	Горнотундровая иллювиально-гумусовая оподзоленная	Горнотундровая иллювиально-многогумусная оподзоленная	Горнотундровая иллювиально-многогумусная оподзоленная	Горнотундровая торфянисто-перегнойная иллювиально-многогумусная оподзоленная	Горнотундровая торфянисто-перегнойная иллювиально-многогумусная оподзоленная	Горнотундровая торфянисто-перегнойная иллювиально-многогумусная оподзоленная

стик — меньше 1%, косой крестик — отдельные скопления.

Sphaerophorus globosus (Huds.) Vain. Несколько реже встречаются *Alectoria nigricans* (Ach.) Nyl., *Cornicularia divergens* Ach., *Cladonia gracilis* (L.) Willd., *C. crispata* (Ach.) Flot., *C. cornuta* (L.) Schaer., *Cetraria crispa* (Retz.) Nyl., *Peltigera rufescens* (Weis) Humb. По обнажениям грунта изредка встречаются скопления *Stereocaulon alpinum* Laur.

Мхи в ненарушенных ценозах не играют почти никакой роли. Изредка встречаются *Polytrichum hyperboreum* R. Br. и *P. alpinum* Hedw. На оголенных местах и на гарях разрастаются *P. juniperinum* Hedw. и в меньшей степени — *P. piliferum* Hedw.

Кустарничково-цетрариевые тундры встречаются неизменно на плоских или слабопокатых вершинах возвышений и в верхних частях их склонов, на выпуклых участках — местах с наименьшим снеговым покровом и соответственно с наиболее низкорослой и угнетенной растительностью. (Описания 1 и 2 сделаны на горе Девичья, 3 — в Лавна-тундре, 4, 5 — на Печенгской возвышенности).

Травяно-кустарничковый ярус сильно разреженный, с общим покрытием от 20 до 30% всей площади. Лишайниковый покров также часто не совсем сплошной из-за скальных выступов и отдельных оголенных каменисто-мелкоземистых пятен. Попадаются также пятна погибших лишайников, иногда они составляют 30—50% всей площади. Реже встречается пятнистая тундра, в которой оголенные каменисто-мелкоземистые пятна занимают 30—40%. Эта «пятнистая тундра» носит иной характер, чем пятнистая тундра, описанная Цинзерлингом (1935) на северо-востоке Кольского полуострова, где оголенные пятна суглинистые, а между ними кустарничковый покров почти сплошной и потому мохово-лишайниковый ярус развит плохо. Но причина, вызывающая появление оголенных пятен грунта, видимо, в обоих случаях одна и та же.

Как правило, под кустарничково-цетрариевыми ценозами встречаются примитивные неоподзоленные горнотундровые почвы. Как видно из табл. 1, покрытие вороники в ассоциации обычно превышает покрытие других кустарничков, но незначительно (в других ассоциациях удельный вес вороники значительно выше). До 5—10% площади может покрывать брусника, ерник, *Arctous alpina*, *Loiseleuria procumbens*. Скоплениями могут встречаться черника, голубика, *Juncus trifidus*, *Carex bigellowii*, *Arctostaphylos uva-ursi*. Присутствие остальных видов далеко не постоянно и единично, это *Phyllodoce coerulea, Lusula frigida, L. spicata, L. confusa, Festuca ovina*, *Deschampsia flexuosa*, *Calamagrostis lapponica*, *Chamaenerion angustifolium, Lycopodium alpinum, Salix glauca*. Высота кустарничков часто не превышает высоты лишайникового покрова, достигая всего 3—4 см.

Воронично-лишайниковые тундры отличаются от предыдущих только бо́льшим относительным участием вороники в сложении травяно-кустарничкового яруса и часто бо́льшим общим покрытием последнего (40—60%). Вариант (или ассоциация) с содоминированием в лишайниковом покрове *Cladonia alpestris* собственно ничем, кроме обилия этого вида, не отличается от основного варианта (ассоциации) воронично-цетрариевой тундры. Обилие кладонии указывает на более мощный снеговой покров зимой, но не всегда отвечает лучшему развитию кустарничков или более развитому почвенному профилю.

Под ценозами воронично-лишайниковой тундры встречены почвы: горно-тундровые неоподзоленные примитивные, горно-тундровые иллювиально-гумусовые неоподзоленные, слабооподзоленные, оподзоленные и иллювиально-гумусово-железистые подзолы. Эти 5 разновидностей не соответствуют каким-либо определенным вариантам ассоциации; неоподзоленные разновидности почв встречаются редко.

Воронично-цетрариевые тундры с разреженным кустарничковым ярусом встречены во всех трех массивах (описание 6 сделано в Лавна-тундре, оп. 7, 9, 10 — на Печенгской возвышенности, оп. 8 — на горе Девичья). Воронично-цетрариевые тундры с хорошим развитием кустарничкового яруса описаны в Печенгских тундрах (оп. 11 и 13) и на Девичьей горе (оп. 12). В варианте цетрариево-кладониевой тундры также встречаются как ценозы с разреженным (оп. 14 — Лавна-тундра, оп. 15 — Печенгская возвышенность), так и со значительно развитым кустарничковым ярусом (оп. 16, 17 — на Печенгской возвышенности).

В воронично-лишайниковых тундрах, кроме постоянных видов (вороники, брусники, ерника, *Arctous alpina*), обильно или скоплениями могут встречаться черника, *Carex bigellowii*, голубика, *Juncus trifidus*, *Chamaepericlymenum suecicum, Rubus chamaemorus, Solidago lapponica, Lycopodium*

alpinum. Остальные виды встречаются единично и далеко не постоянны. всего отмечено 33 вида (из общего списка растений кустарничково-лишайниковых тундр не встречена только *Arctostaphylos uva-ursi*).

Кустарничково-кладониевые и кладониево-цетрариевые тундры в целом значительно шире распространены среди равнинных тундр северо-востока Кольского полуострова (Цинзерлинг, 1935), нежели в горах западной части области. Для равнин также отмечено смешение *Cladonia alpestris* и *Cetraria nivalis* в любых пропорциях и одинаковые сочетания видов и их обилий в кустарничковом ярусе при любом характере лишайникового покрова, но на равнинах иногда обильна *Cladonia mitis* и широко развита ерниково-кладониевая тундра, в горах встречающаяся только фрагментами (Цинзерлинг, 1935).

Чернично-вороничные тундры уже резко отличаются от предыдущих группировок своим сильно загущенным кустарничковым ярусом и соответственно подавленным развитием лишайниково-мохового яруса, в котором уже преобладают мхи, а не лишайники; среди мхов часто обильны *Dicranum majus* Turn., *D. congestum* Brid., много хорошо развитой *Barbilophozia lycopodioides* (Wallr.) Loeske. Под ними описаны горнотундровые оподзоленные иллювиально-многогумусные почвы. На Печенгской возвышенности чернично-вороничные ценозы часто встречаются непосредственно по границе с березовым криволесьем, выше — по западинам и по крутым склонам водотоков, т. е. в местах, где дольше задерживается снег и почвы значительно влажнее, чем в кустарничково-лишайниковых тундрах. Оба описания сделаны на Печенгской возвышенности. Подмеченное Е. Г. Черновым (1953) ограниченное распространение кустарничковых тундр в горах, на этих трех массивах подтверждается, хотя этого нельзя сказать о Хибинских горах (в которых, наоборот, относительно слабо представлены группировки с доминированием лишайников). На равнинах, особенно в своих типичных вариантах (вороничники с очень слаборазвитым мохово-лишайниковым ярусом и сильно загущенным и часто довольно рослым покровом кустарничков) кустарничковые тундры наряду с ерниками распространены очень широко. Интересно, что Ю. Д. Цинзерлинг (1934) отмечает чернично-вороничную тундру и для равнин как часто встречающуюся, но небольшими участками и по крутым склонам.

Вороничные тундры отличаются хорошим развитием вороники, образующей густую щетку побегов, из-за чего моховой покров нередко сильно угнетен, а участие других сосудистых растений ограничено. Они часто приурочены к вогнутым участкам склонов. Могут быть обильны и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hed.) Br., Sch. et Gmb., *Dicranum congestum*. В типичных случаях среди мхов преобладают печеночники: *Barbilophozia lycopodioides, B. florkei* Loeske, *Tritomaria quinquedentata* (Huds.) Buch., *Pellia neesiana* (Gätsche) Limp., встречаются также *Bartramia ithyphylla* Brid., *Pohlia rothii* (Correns) Broth., *Dicranum congestum, D. majus*. Обилие мхов в чернично-вороничных и вороничных ценозах зависит от развития полога кустарничков и в свою очередь, способствуя торфонакоплению, создает благоприятные условия для их развития (Миняев, 1963).

Почвы под вороничниками горно-тундровые, торфянисто-перегнойные иллювиально-многогумусные. Часто в вороничник вкраплены фрагментами заросли ерника. Оп. 20 сделано в Лавна-тундре, два другие — на Печенгской возвышенности.

Типичные вороничники характерны для морских побережий Кольского полуострова и особенно для островов Баренцева моря, где вороника образует ярус исключительной густоты и «сухой торф», покоящийся непосредственно на скальном основании. В горах встречаются только фрагменты таких вороничников, для типичных ценозов этой формации нужно, очевидно, сочетание скального грунта с океаническим климатом.

Ерниковые тундры в описаниях не представлены, но встречаются довольно часто, обычно небольшими участками и со сплошным

Сопоставление почвенных профилей горно-тундровых фито

Показатели	Горнотундровые примитивные почвы					Горнотундровые иллювиаль				
	неоподзоленные				оподзоленные	неоподзоленные		слабооподзолен		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Уклон местности	6°	10°	10°	8°	3°	3°	0°	15°	21°	15°
Расчленение почвенных профилей (шкала: 0 см, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45 см)	B; Красно-бурый; 18 BC; 25	A; 5 см B; Охристо-бурый; 20; Скала	A_1A_2; 3; Ржаво-охристый; 21; Скала	A_0; 6 B; Желто-темно-бурый; 16 BC; 25; Скала	A_1A_2; 2 B; Желтовато-темно-бурый; 15; Скала	A_0; 4 B; Темно-бурый; 17 BC; 35	A_0; 3 B; Буро-охристый с ржаво-черными пятнами; 23 BC; 40	0; 1 A_1A_2; 2 B_1; Красно-бурый; 8 B_2; Черный; 20; Скала	2 A_0; B_1; Бурый; 18 B_2; 23; 27 BC; Скала	3 A_0; A_1A_2; 5 B_1; Буро-охристый; 16 B_2; Шоколадный; 28 BC; 40
Общее покрытие моховолишайникового яруса (вторая цифра — мертвые лишайники) . . .	50+50	70	—	100	70+30	90+10	95	100	90	60
Общее покрытие кустарничкового яруса . . .	30	30	30	40	20	55	35	40	60	30
Растительные группировки	Кустарничково-цетрариевая	Кустарничково-цетрариевая	Кустарничково-цетрариевая (гарь)	Воронично-цетрариевая	Кустарничково-цетрариевая	Воронично-цетрариевая	Кустарничково-цетрариевая	Воронично-цетрариево-кладониевая	Воронично-цетрариево-кладониевая	Воронично-цетрариевая
Номера геоботанических описаний	2	3	5	6	1	13	4	14	16	7

покровом ерника, высотой до 30—40 см. Почвы под ними, как правило, явно переувлажненные.

Таким образом, последние 3 ассоциации незаболоченных тундр, отмеченные нами в горах, хорошо отличаются друг от друга по целой сово-

ценозов в исследованных тундрах (почвенные разрезы 1—22)

но-гумусовые почвы				Горнотундровые иллювиально-многогумусные почвы					Иллювиально-гумусово-железистые подзолы		
ные	оподзоленные			оподзоленные		торфянисто-перегнойные оподзоленные					
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
18°	4°	5°	0°	16°	10°	25°	25°	2°	5°	5°	14°
A_0; 5 A_1A_2; 7 B; Красно-бурый; 28 BC; 45	A_0; 4 A_1A_2; 6 B; Охристо-бурый; 15; Скала	2 A_0; A_1A_2; 4 B; Охристо-бурый; 20 BC; 40	A_0; 6 A_1A_2; 10 B_1; Ржаво-темно-бурый; 20 B_2; 36 Красно-бурый; 36 BC; 40	A_0; 5 A_1A_2; 14 B; Красно-черно-бурый; 25; Скала	A_0; 4 A_1; 6 A_2; 8 B; Ржаво-темно-бурый; 25 BC; 38	Ah; 20 B; Черно-бурый	Aht; 13 Ah; 20 A_1A_2; 22 B; Черный; 42	Aht; 10 Ah; 18 A_1A_2; 20 B; 25; Черный цементированный	A_1A_2; 8 B; Буро-охристый; 20; Скала	1 A_0; A_1A_2; 5 B; Буро-охристый; 25	A_0; 3 A_1A_2; 5 B; Буро-охристый; 22 BC; 35
70+30	95	100	80+20	—	80	70	—	70	—	100	100
40	60	45	40	40	70	95	100	90	20	55	45
Воронично-цетрариевая	Воронично-цетрариево-кладониевая	Воронично-цетрариево-кладониевая	Воронично-цетрариевая	Чернично-вороничная (гарь)	Чернично-вороничная	Вороничная	Вороничная	Вороничная	Воронично-цетрариевая (гарь)	Воронично-цетрариевая	Воронично-цетрариевая
8	17	15	9	19	18	20	21	22	10	12	11

Шкала глубин: 0 см, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45

купности признаков, в то время как группировки кустарничково-лишайниковых тундр показывают настолько значительное единство при всем их многообразии, что, вероятно, правильнее было бы рассматривать их все как одну ассоциацию.

Краткая сравнительная характеристика почвенных разрезов приведена в табл. 2 (описания почвенных профилей делались автором, названия разновидностей проверены и исправлены А. В. Барановской). Пестроту почвенного покрова тундр и часто его мелкую микрокомплексность и большую зависимость от физических факторов среды подчеркивает большинство исследователей тундровых почв, в том числе Е. Н. Иванова (1962 г.).

К сожалению, эту микрокомплексность почв в данном случае нельзя увязать с микрокомплексностью растительного покрова, которая в горных тундрах Кольского полуострова выражена слабо. Часто имеет место фрагментарное распределение ассоциации, для многих площадей характерно вкрапление многочисленных фрагментов различных ассоциаций на фоне одной преобладающей, но это уже явления другого порядка. Почвенные профили всегда закладывались на типичных участках, и не приходится сомневаться, что под однотипной растительностью в ряде случаев встречаются разные почвы, а под несходными ценозами — однотипные почвы.

Горнотундровые, примитивные, неоподзоленные почвы имеют плохо выраженную подстилку — обычно органические частицы перемешаны с минеральными. Горизонт А сверху коричневато-бурый, книзу темно-серый, супесчаный или тонкопесчаный, мощностью от 0.5 до 6.0 см. За ним следует горизонт В красновато-, охристо- или желто-бурой окраски (или он ржаво-охристый с ржаво-бурыми прослойками), супесчаный, щебнисто-каменистый, доходящий обычно до скального основания, залегающего на глубине 20—25 см.

Горнотундровая, примитивная оподзоленная почва встречена 1 раз, при слое мелкозема всего 15 см. Подстилка в этом профиле также почти отсутствует, горизонт A_1A_2 выражен очень отчетливо.

Горнотундровые неоподзоленные иллювиально-гумусовые почвы встретились дважды; в обоих случаях разрез состоял из хорошо выраженной подстилки, хорошо развитого иллювиального горизонта и довольно растянутого горизонта ВС, совершенно незаметно переходящего в материнскую породу. Подстилка или слегка оторфованная коричневато-темно-серая с неясным переходом в нижний горизонт (с постепенным накоплением минеральных частиц — профиль 6) или перегнойная, черно-темно-коричневая с отчетливой границей горизонта В (профиль 7). Иллювиальный горизонт в первом случае довольно ровно окрашенный, темно-бурый (книзу желто-серо-бурый), грубопесчаный, переходящий в желто-серый тонкопесчаный горизонт ВС, во втором случае он буро-грязноохристый, с крупными черно-ржавыми пятнами, по верхнему краю местами с белесоватой присыпкой, супесчаный, постепенно светлеющий и переходящий в зеленовато-серый с тускло-охристым оттенком, песчаный, переходный к породе горизонт.

Горнотундровые иллювиально-гумусовые слабооподзоленные почвы имеют подстилку от 1 до 5 см, большей частью хорошо разложившуюся, рыхлую, красновато-коричневую, резко или постепенно переходящую в горизонт A_1A_2. Последний имеет мощность 1—2 см, обычно прерывистый или в виде отдельных белесых пятен, серый и светло-серый, иногда серовато-бурый с присыпкой, супесчаный или тонкосупесчаный. Иллювиальный горизонт В чаще расчлененный, причем нижний слой более темноокрашенный. B_1 обычно пылевато-супесчаный (реже супесчано-песчаный, профиль 10), красно-бурый, бурый или буро-охристый, с отчетливым переходом в B_2. Последний ржаво-темно-бурый, шоколадный или черный (в случае, когда он лежит непосредственно на скальном основании), пылевато-супесчаный или песчаный, с признаками мелкокомковатой структуры, слегка уплотненный. Горизонт ВС обычно желтовато-серый или серо-тускло-охристый, реже бурый, супесчаный или супесчано-песчаный.

Горнотундровые иллювиально-гумусовые оподзоленные почвы отличаются от предыдущих главным образом лучшей

дифференциацией оподзоленного горизонта, 2—4 см мощности. Черно-темно-коричневая, иногда слабооторфованная, чаще хорошо разложившаяся подстилка постепенно переходит в светло-серый или белесо-серый песчаный, супесчаный или даже с пылеватыми частицами A_1A_2. Верхняя граница горизонта B четкая; он чаще нерасчлененный, охристо-бурый с ржавыми пятнами, упирающийся в скальное основание или переходящий в растянутый желтовато-серый, супесчано-песчаный горизонт BC. Горизонт B может быть и песчаным с гравием и пылевато-супесчаным. При расчленении горизонта B (профиль 14) B_2 окрашен светлее, чем B_1. Ржаво-черно-бурый, вверху черно-бурый пылевато-супесчаный слабоуплотненный B_1 переходит в красно-бурый, тонкосупесчаный с гравием B_2 средней плотности, очень постепенно сменяющийся серовато-зеленым с охристым оттенком горизонт BC.

Горнотундровые иллювиально-многогумусные оподзоленные почвы отличаются от предыдущих более интенсивной окраской нерасчлененного горизонта B. При очень близком скальном основании подстилка хорошо разложившаяся, при более глубоком — оторфованная, хорошо отграниченная от горизонта вымывания, который или обычного типа A_1A_2, но сильно растянутый (до 9 см) или же довольно короткий, но расчлененный на A_1 и A_2 (профиль 16). В первом профиле A_1A_2 белесо-серый с бурыми и черными (перегнойными) пятнышками, супесчаный, во втором профиле A_1 черно-темно-серый, пылевато-тонкосупесчаный, с преобладанием органики, A_2 белесый с розоватым оттенком, супесчаный. В обоих случаях переход в нижний горизонт отчетливый. Красновато- или ржаво-черно-бурый горизонт B забит камнями, пылевато-супесчаный, с признаками мелкокомковатой структуры, слегка уплотненный.

Горнотундровые, торфянисто-перегнойные иллювиально-многогумусные почвы под вороничниками уже резко отличаются от рассмотренных выше мощным горизонтом накопления — перегнойным или торфянисто-перегнойным, красновато- или черно-темно-коричневого цвета. Горизонт A_1A_2 может быть морфологически не выраженным, когда же он есть, то прерывистый, отдельными штрихами и пятнами (буровато-белесыми или светло-серыми). Иллювиальный горизонт, сцементированный или с неясно мелкокомковатой структурой, черный, реже (профиль 17) черно-бурый, во всех случаях близко подстилаемый скальным основанием.

Иллювиально-гумусово-железистые подзолы отличаются от горнотундровых оподзоленных почв более светлым буро-охристым горизонтом B. Оподзоленный горизонт, так же как и в горнотундровых почвах, варьирует по мощности и прокрашен гумусом, может быть и песчаным и тонкосупесчаным (как и иллювиальный горизонт).

Как видно из этой краткой характеристики почв и данных табл. 2, в любой почвенной разности встречаются как почвы с укороченным профилем при слое мелкозема (элювия) в 15, 17, 20 см, когда горизонт B лежит на скале, так и почвы более глубокие, развивающиеся на более мощном слое мелкозема (элювия или морены); тогда в них обычно присутствует переходный к почвообразующей породе горизонт BC. Но в обоих случаях четкость дифференциации почвенного профиля может быть самой различной. По механическому составу почвы могут быть песчаные, супесчаные и даже с суглинисто-супесчаным мелкоземом (профили 5 и 11), но подметить в данном случае корреляции между механическим составом и степенью развития или характером почвенных горизонтов не удалось. Нет также видимой зависимости между величинами уклона поверхности и степенью оподзоленности почв. В значительных пределах своих колебаний ни степень покрытия, ни мощность развития лишайникового и кустарничкового покровов не оказывают видимого влияния на какие-либо морфологические признаки почв. Возможно, что такая большая кажущаяся независимость признаков почвенных профилей от признаков растительности, а также от уклонов поверхности и мощ-

ности мелкозема обусловлена разнообразием горных пород, однако прямой зависимости между горной породой и почвенным профилем также не отмечено. Возможно, что пестрота почвенного покрова во многом обусловлена характером таяния снегового покрова, различным на различных участках, что в летнее время учесть трудно. Согласно Н. П. Белову и А. В. Барановской (1969), различная степень оподзоленности тундровых почв зависит в первую очередь от механического состава и мощности почвообразующих пород, однако в данных профилях этого не наблюдается.

Приуроченность почвенных разностей к определенным растительным группировкам в целом, в той мере, в которой она проявляется на нашем материале, уже отмечалась, а именно: горно-тундровые торфянисто-перегнойные иллювиально многогумусные почвы характерны для вороничников с сильно загущенным кустарничковым ярусом; оподзоленные иллювиально многогумусные — для чернично-вороничных ценозов, также с загущенным кустарничковым ярусом и сниженной ролью мохово-лишайникового покрова, в котором господствуют мхи. Горнотундровые примитивные почвы встречаются преимущественно под кустарничково-цетрариевыми тундрами — группировками с наиболее разреженным и угнетенным кустарничковым покровом.

Что касается наиболее распространенной и наиболее характерной воронично-лишайниковой тундры, то ей соответствует 5 почвенных разновидностей, с явным преобладанием оподзоленных. Сильная оподзоленность большинства горнотундровых профилей — свидетельство былой облесенности этих территорий.

Единственная корреляция, подмеченная между признаками почв и отдельными признаками растительности, это то, что *Solidago lapponica*, вид в общем довольно обычный, встречен только на оподзоленных почвах (в то время как 2 других лесных вида, также нередких, *Chamaenerion angustifolium* и *Deschampsia flexuosa*, найдены на всех почвенных разностях).

Между признаками растительного покрова отмечено больше корреляций, но это в основном соотношения отсутствия—присутствия видов, а не взаимозависимость их обилия или жизненности. В кустарничково-лишайниковых тундрах не отмечено сопряженности между степенью развития лишайникового яруса и обилием сосудистых растений. Только при большом загущении кустарничкового покрова, как в чернично-вороничных тундрах, роль лишайников снижается и отмечено обилие мхов. При чрезмерном разрастании одного вида (вороника, ерник) и моховой покров становится разреженным и сильно угнетенным. С увеличением общей суровости местообитания увеличивается разреженность травяно-кустарничкового яруса (а затем и лишайникового покрова) и понижается жизненность всех видов. Особенно наглядно это снижение жизненности у ивы сизой, которая в цетрариевых тундрах встречается только в виде мелких, прижатых к земле кустиков, а оптимального развития достигает по заболоченным понижениям рельефа.

Arctostaphylos uva-ursi, разрастающаяся на свободных грунтах, встречена только в кустарничково-цетрариевых тундрах, а *Pedicularis lapponica* — только в кустарничковых тундрах, т. е. в местообитаниях с достаточным снеговым прикрытием в зимнее время, мытник обычен также, и довольно обилен, по местам позднего схода снега, с разреженным и карликовым травяно-кустарничковым покровом.

То, что *Lusula spicata* и *L. confusa* встречены только в цетрариевых тундрах, в то время как *L. frigida* так же и в цетрариево-кладониевых, скорее всего говорит за их пониженную конкурентную способность и склонность занимать свободные щебнисто-мелкоземистые участки (почему они и разрастаются на свежих гарях).

Черника — вид значительно более требовательный к увлажнению и зимней защите, чем вороника, брусника и ерник, она почти постоянно встречается не только в воронично-лишайниковых, но и в кустарничково-

цетрариевых тундрах, часто образуя скопления по чуть заметным понижениям микрорельефа. *Phyllodoce coerulea*, вид значительно более редкий, встречается неизменно вместе с вороникой и по соседству с ее кустами. Эта закономерность бросается в глаза при всех маршрутах, а не выявляется только при сопоставлении списков; возможно, что сопряженность обусловлена каким-либо взаимодействием корневых систем этих растений. Вообще из типично горнотундровых элементов *Ph. coerulea* спускается в горах ниже всех и присутствует в кустарничковом ярусе березового криволесья. Цинзерлинг (1934) также отмечал ее значительное участие в чернично-вороничных тундрах Мурманского и Терского берегов.

Подмечена тенденция «взаимозаменяемости» двух злаков — *Festuca ovina* и *Deschampsia flexuosa*. Оба вида — бореальные, имеющие очень широкие ареалы, относятся к пустошным видам, разрастающимся по сухим и бедным открытым участкам, но у *Deschampsia flexuosa* экологический ареал несколько более широкий, чем у *Festuca ovina*, ограниченной в своем распространении наиболее бесплодными местами. На Кольском полуострове разница в их экологии более значительная, *Deschampsia flexuosa* лучше всего развивается в травяно-кустарничковых березняках, часто застилая почву сплошным дерном. В горных тундрах, как видно из табл. 1, этот вид встречается, правда в виде очень угнетенных экземпляров, во всех незаболоченных группировках, однако, как правило, только в ценозах, где отсутствует *Festuca ovina*. Последний вид показывает на повышенную каменистость субстрата, а первый — на его бóльшую мелкоземистость.

Противоположные тенденции отмечены у другой пары видов: *Juncus trifidus* и *Carex bigellowii*. Первый — абсолютно константный вид кустарничково-цетрариевых тундр, несколько снижает свое постоянство в воронично-лишайниковых ценозах; осока константна в воронично-лишайниковых, изредка отсутствует в кустарничково-цетрариевых ценозах. Оба растения — типичные представители горнотундровой растительности, но ситник тяготеет к наиболее каменистым субстратам.

Все это подтверждает положение о том, что отдельные составляющие ассоциации относительно самостоятельны и в своем распределении зависят в значительной мере непосредственно от условий среды (Миняев, 1963).

Еще одна сопряженность: *Loiseleuria procumbens* и голубика в горных незаболоченных кустарничково-лишайниковых тундрах имеют явную тенденцию встречаться вместе, указывая на повышенную каменистость субстрата. На болотных местообитаниях голубика встречается, конечно, без луазелеурии, экологический ареал которой ограничен незаболоченными тундрами.

ЛИТЕРАТУРА

Белов Н. П., А. В. Барановская. (1969). Почвы Мурманской области. — Боч М. С., В. И. Василевич и И. В. Игнатенко. (1969). О связи растительности и почв в некоторых типах тундр и полигональных болот. Бот. журн., 54, 8. — Миняев Н. А. (1963). Структура растительных ассоциаций. — Норин Б. Н. (1965). О синузиальном сложении растительного покрова лесотундры. Бот. журн., 50, 6. — Цинзерлинг Ю. Д. (1934). География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР. — Цинзерлинг Ю. Д. (1935). Материалы по растительности Северо-Востока Кольского полуострова. — Чернов Е. Г. (1953). Карта растительности Кольского полуострова в масштабе 1 : 1 000 000 с пояснительным текстом. Диссертация. Фонды ПАБС, Кировск.

Полярно-альпийский ботанический сад
Кольского филиала
Академии наук СССР,
Кировск Мурманской области.

(Получено 9 XI 1970).

SUMMARY

A comparative analysis of twenty-two phytocoenoses was carried out in search of correlations between separate features of vegetation and soils.

It is established that the soil characters are correlated, though slightly, both with each other and with the characters of the vegetation. Even a soil variant as a whole not always corresponds to some definite plant association. Correlations between the features of vegetation are more evident, particularly as regards the joint occurrence of the reciprocal supression of certain species.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018)581.5 : 620.1.085 : 581.524.3

Н. С. Казанская и В. Д. Утехин

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ Л. Г. РАМЕНСКОГО ПРИ КОЛИЧЕСТВЕННОМ ИЗУЧЕНИИ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

С 5 рисунками

N. S. KAZANSKAYA AND V. D. UTEKHIN. AN ATTEMPT OF USING L. G. RAMENSKY'S ECOLOGICAL SCALES IN THE QUANTITATIVE STUDIES OF THE DYNAMICS OF VEGETATION

В статье рассматривается вопрос о количественном выражении изменений растительности. Авторы используют положение сообщества в экологических шкалах Л. Г. Раменского. Приведено много разнообразных материалов, иллюстрирующих применение этого метода; интересны данные о конвергентном развитии растительности.

Вопросы динамики растительности, издавна привлекавшие внимание геоботаников, в последние годы стали рассматриваться с новой точки зрения. Делаются попытки количественно определить динамику, т. е. дать ответ на вопрос, насколько изменяется то или иное растительное сообщество в разных его аспектах. Особенно это важно в практических целях, при изучении различных антропогенных сукцессий, а также в целях индикационных, поскольку растительность, по словам В. Б. Сочавы, является «лучшим индикатором флюктуации природных режимов» (Сочава, 1968).

Пока нам известно лишь несколько работ, в которых делается попытка выразить изменения растительности с помощью количественных оценок. Т. А. Работнов (1965), определив показатели сходства между фитоценозами поймы Оки по формуле В. И. Василевича (1962), представил динамику их с помощью графической схемы, на которой показал размах изменений, претерпеваемых сообществами. В. Д. Лопатин (1967) при изучении разногодичной изменчивости лугов использовал собственную систему оценок экологических свойств видов. Им впервые было предложено геометрическое представление изменений растительности с использованием количественных экологических оценок в качестве координат (на перспективность использования геометрических моделей зависимостей между сообществами указывал также Е. Л. Любарский, 1969). Недостатком метода Лопатина является отсутствие единой методики определения экологических свойств видов.

В. Б. Сочавой и его сотрудниками было предложено построение «динамической конструкции» растительной ассоциации в виде графа (Сочава, 1968). Вершины графа определяются суммарной фитомассой для каждого динамического состояния ассоциации.

Количественный подход при изучении динамики растительности облегчается в том случае, когда данные о растительном покрове систематизируются по способу ординации: изменения растительности при этом оказывается возможным представить как передвижение на n ступеней по ординационной шкале. Из существующих методов ординации наиболее простой — ординация по шкалам Л. Г. Раменского (1938; Раменский и др., 1956). Сам Л. Г. Раменский (1938) указывал на возможность применения его экологических шкал при изучении динамики растительности.

Одним из первых опытов применения экологических шкал Раменского при количественном изучении динамики растительности была работа ученицы Раменского М. В. Николаевской (1949), которая с помощью экологических шкал изучала размах разногодичной изменчивости луговых сообществ в пойме р. Усманки в Воронежском заповеднике. Применение шкал позволило ей сравнить степень изменения растительности в разные годы и сопоставить ее с метеорологическими условиями отдельных лет, а также оценить степень стабильности различных сообществ в течение периода наблюдений.

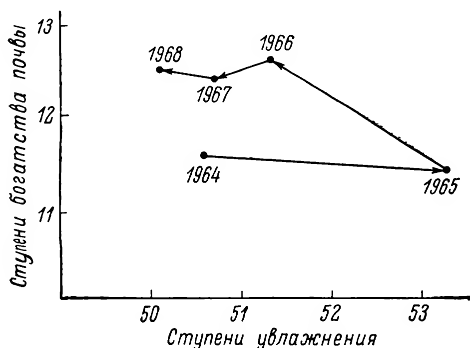


Рис. 1. Разногодичные изменения участка ковыльно-прямокостровой ассоциации (некосимой) в Стрелецкой степи под Курском (Центральночерноземный заповедник).

По горизонтали — ступени увлажнения; *по вертикали* — ступени богатства почвы, на которые указывает состав растительности (определены по шкалам Раменского, см. Раменский и др., 1956).

Исследования с использованием экологических шкал проводились также при изучении динамики растительности в связи с гидростроительством (Соболев и Богачев, 1969); в них было показано, как изменения растительности коррелируют с изменениями условий местообитания и прежде всего почв. Анализ динамики признаков растительности и почв, обнаруживаемый в пространственном экологическом ряду увлажнения, дал основание прогнозировать их сукцессионные изменения при подтоплении водохранилищ, что и было сделано И. Ю. Долгушиным (1969). Выводы, полученные в результате такого прогнозирования, ложатся в основу правильной организации хозяйства в районах, прилегающих к водохранилищам.

Авторы данной статьи использовали экологические шкалы для изображения изменения растительности в системе координат, причем в качестве последних были взяты ординационные ступени по шкалам. Такой метод оказался пригодным для самых разнообразных случаев динамики растительности, примеры чего приводятся ниже.

Разногодичная динамика изучалась нами на примере лесостепных сообществ Центральночерноземного заповедника под Курском. На рис. 1 приведены данные по господствующей в степи ковыльно-прямокостровой ассоциации. На рисунке хорошо видны сдвиги оценок увлажнения для изучавшейся пробной площади во влажном 1965 г. (количество осадков с сентября предыдущего года по август 1965 — 607.7 мм) в сторону увеличения, в сухих 1967—1968 гг. (количество осадков за такой же период соответственно — 447.5 и 476.2 мм) в сторону уменьшения, по сравнению с уровнем средних по увлажнению лет (1964, 1966, с количеством осадков 538.0 и 552.5 мм). Изменения увлажнения сопровождаются изменениями оценок «активного богатства почвы» (шкала «БЗ» Раменского); оно, как правило, увеличивается при уменьшении увлажнения.

Далее, шкалы Раменского и метод координат были использованы нами при изучении разного рода смен растительности: «общих» смен, по П. Д. Ярошенко (1961 г.) (смен сложного характера с преобладанием

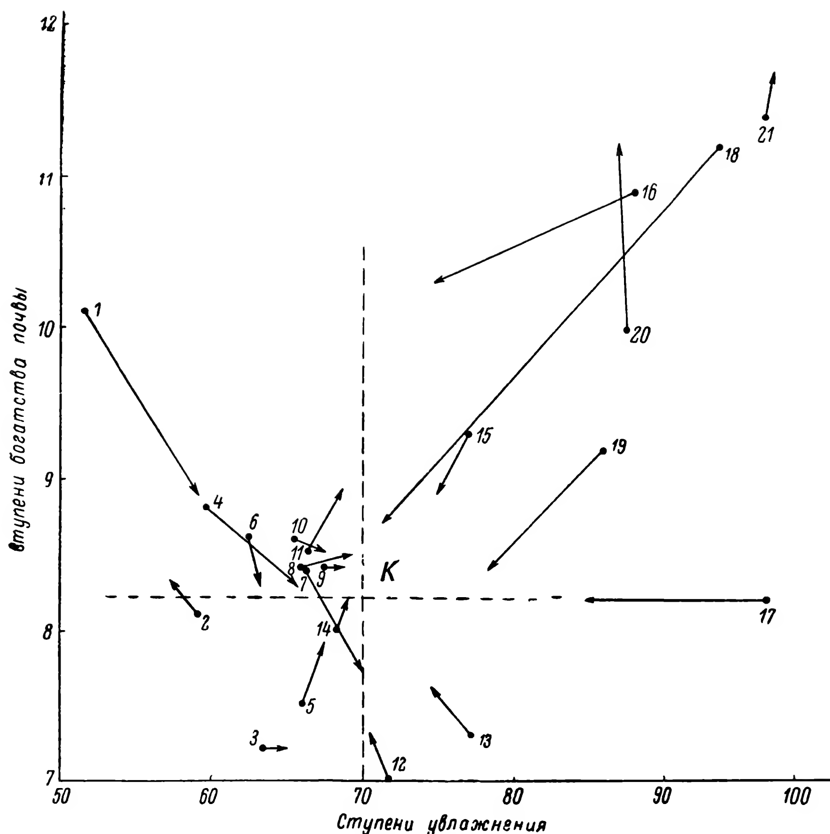


Рис. 2. Изменение растительности Воронежского заповедника (по данным описаний 1936—1937 и 1965—1966 гг.).

Начало каждой стрелки — данные 1936—1937 гг., *конец стрелки* — данные 1965—1966 гг.

Растительные сообщества:

Олиготрофные сухие местообитания	№ 1 — сосняк беломошный, 2 — » разнотравно-злаковый, 3 — » брусничный, 4 — » разнотравно-злаковый (на супесях);
Мезотрофные сухие местообитания	5 — дубняк орляково-зеленомошный, 6 — » злаковый (на супесях), 7 — » злаково-снытевый, 8 — » злаковый (на тяжелых супесях), 9 — » злаково-снытевый с иван-да-марьей;
Эутрофные сухие местообитания	10 — осинник снытево-осоковый, 11 — дубняк снытево-осоковый;
Олиготрофные влажные местообитания	12 — березняк молиниевый, 13 — » молиниево-хвощевый;
Мезотрофные влажные местообитания	14 — дубняк злаково-осоково-снытевый;
Эутрофные влажные местообитания	15 — осинник таволгово-крапивно-снытевый;
Олиготрофные болотистые местообитания	16 — березняк осоково-таволговый, 17 — » тростниковый;
Мезотрофные болотистые местообитания	18 — дубняк ланцетновейниково-осоково-таволговый;
Эутрофные болотистые местообитания	19 — осинник таволгово-крапивный, 20 — ольшаник таволгово-крапивный, 21 — тростниковый.

Пунктирные линии — теоретические пределы изменений растительности в соответствии с преобладающими тенденциями.

Точка К — гипотетическое заключительное состояние растительности.

эндодинамических или экзодинамических, в понимании Л. Г. Раменского, явлений), пастбищной и рекреационной дигрессии, а также зоогенной сукцессии микрогруппировок слепчин.

Общие смены растительности изучались в Воронежском заповеднике путем сопоставления современных описаний растительности с описаниями М. В. Николаевской 1936—1937 гг. Изменения растительности за приблизительно 30-летний период показаны на рис. 2, где величина и направление изменений изображены с помощью векторов в поле, осями координат которого служат градиенты влаголюбия и трофофильности растительности. Построенный нами график позволяет выявить такую закономерность как сближение экологических характеристик всех сообществ, очевидно, обусловленное эндодинамическими сменами в условиях заповедности.

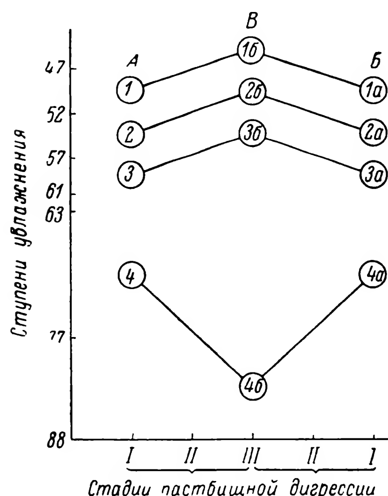


Рис. 3. Динамические процессы при пастбищной дигрессии.

А — материковые естественные кормовые угодья: *1* — тонконоговые-костровотипчаковые луговые степи, *2* — полевицево-мятликовые остепненные луга, *3* — трясунково-душистоколосковые луга, *4* — лисохвостовые луга; *Б* — пойменные естественные кормовые угодья; *1а* — полевицево-типчаковые остепненные луга, *2а* — мятликово-полевицевые остепненные луга, *3а* — келериевые остепненные луга, *4а* — болотномятликово-лисохвостовые луга; *В* — производные типы естественных кормовых угодий, образованные в результате процессов конвергенции, ксерофитизации и гидрофитизации: *1б* — типчаково-полынковые и мятликово-полынковые степные сбойные группировки, *2б* — мятликово-типчаковые лугово-степные сбойные группировки, *3б* — полевицево-мятликовые лугово-степные сбойные группировки, *4б* — щучково-полевицевые луговые сбойные группировки.

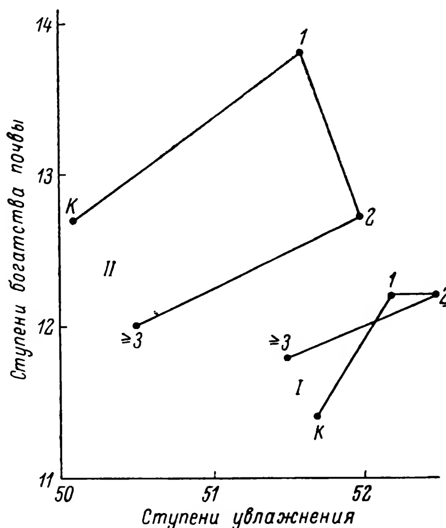


Рис. 4. Динамика растительности на выбросах слепыша в луговой степи (Центральночерноземный заповедник).

К — ненарушенные участки, *1*, *2*, *3* — возраст слепчин, *I* — данные описаний 1966 г., *II* — данные описаний 1967 г.

Смены растительности, связанные с пастбищной дигрессией на естественных кормовых угодьях Курской области, были изучены с помощью экологической схемы, построенной с применением двух шкал Л. Г. Раменского — увлажнения и пастбищной дигрессии (Казанская, 1965). Экологическая схема помогла выявить такие явления, происходящие при пастбищной дигрессии, как ксерофитизация растительных группировок, луговых степей и остепненных лугов, гидрофитизация группировок настоящих и влажных лугов, конвергенция (Шенников, 1929) материковых и пойменных лугов, занимающих примерно одинаковое положение в ряду увлажнения.

Рис. 3 иллюстрирует перечисленные явления с количественной стороны. Кроме уже описанных, на нем выявляется такое явление, как конвергенция естественных кормовых угодий мезофитных местообитаний на последних стадиях дигрессии с кормовыми угодьями более сухих местообитаний, но ненарушенными или малонарушенными выпасом. Такое сближение происходит и в группе материковых, и в группе пойменных

естественных кормовых угодий. Описанный процесс приводит к тому, что в результате пастбищной дигрессии на север продвигаются не только отдельные степные виды, но и целые группировки, свойственные южной лесостепи и степи. Процессы ксерофитизации на пойменных лугах при пастбищной дигрессии в лесостепной и степной зонах идут на фоне общего остепнения лугов и сближения их с зональными группировками в процессе эволюции. Таким образом, зная ход сукцессий в результате пастбищной дигрессии, можно предвидеть, как и насколько изменятся луга в результате естественного процесса их остепнения. Это важно знать и в практических целях, перед проведением всякого рода мелиораций.

Динамика растительности, связанная с ее восстановлением (демутацией), была прослежена нами в течение ряда лет на примере некоторых микрогруппировок, развивающихся на выбросах земли из нор слепыша Spalax microphthalmus — степного землероя, распространенного в Центральночерноземном заповеднике (Скворцова, Утехин, 1969). Данные наших наблюдений (рис. 4) наглядно показывают, как в ходе эпикатастрофической смены сообщество (в данном случае микрогруппировка) постепенно приближается по своим экологическим параметрам к исходному состоянию. Взятый пример показателен с той точки зрения, что в данном случае мы имеем дело со сменами, протекающими достаточно быстро, в отличие от целого ряда других восстановительных процессов, продолжительность которых такова, что проследить весь процесс полностью не удается.

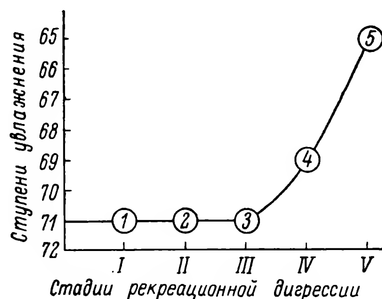


Рис. 5. Динамика надземных ярусов ельников чернично-зеленомошных в результате рекреационной дигрессии.

1 — коренные ненарушенные ельники зеленомошно-чернично-мертвопокровные, 2 — малонарушенные травянисто-черничные ельники, 3 — умеренно нарушенные чернично-травянистые ельники, 4 — сильно нарушенные травянистые ельники с преобладанием луговых трав и с остатками лесных элементов вокруг стволов, 5 — деградированные ельники с фрагментами луговой и сорной растительности

Использование экологических шкал Раменского для характеристики стадий сукцессии применялось и при изучении некоторых типов леса (в частности, ельников-зеленомошников в северной части лесопарковой зоны Москвы), находящихся под сильным влиянием рекреационного использования. Нами (Казанская и Каламкарова, 1969) было установлено 5 стадий изменения ельников, названных, по аналогии со стадиями пастбищной дигрессии, стадиями рекреационной дигрессии. В данном случае был также применен метод ординации по экологическим шкалам. Полученные данные приведены на рис. 5. Из рисунка видно, что участки ельников, находящиеся на первых трех стадиях дигрессии, находятся в еще неизмененных условиях среды. Здесь меняются главным образом количественные характеристики фитоценоза (покрытие, обилие, соотношение видов). На IV и V стадиях дигрессии среда существенно изменяется. Это выражается прежде всего в уплотнении почвы, изменении увлажнения, задернении. Как видно на графике, растительность на IV и V стадиях дигрессии показывает изменение условий среды в сторону ксерофитизации. Вместе с тем ясно выраженный перелом на графике показывает положение границы устойчивости, т. е. границы качественных, необратимых изменений при рекреационной дигрессии.

Особенный интерес при количественном изучении динамики растительности представляли бы непрерывные в течение многих лет наблюдения за одними и теми же пробными площадями, с обработкой данных по предлагаемому нами способу. Такие наблюдения особенно желательны в заповедниках, где их в то же время проводить наиболее удобно. Данные непрерывных количественных наблюдений за изменениями растительности имели бы, вероятно, для геоботаники и связанных с ней областей

науки и хозяйства не меньшее значение, чем многолетние ряды метеорологических данных для климатологии. В частности, они позволили бы определить время, требуемое для прохождения различных стадий сукцессий.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1962). О количественной мере сходства между фитоценозами. Пробл. бот., 6. — Долгушин И. Ю. (1969). О возможном влиянии Нижне-Обского водохранилища на почвы и растительность его побережий. В сб.: Природные условия и особенности хозяйственного освоения северных районов Зап. Сибири. — Казанская Н. С. (1965). Экологическая схема изменения луговой растительности под влиянием выпаса в условиях Курской области. Тр. Центрально-черноземного гос. заповедника, 9. — Казанская Н. С. и О. А. Каламкарова. (1969). Опыт изучения изменения лесов под влиянием рекреационного использования (на примере ельников Учинского лесопарка). В сб.: Географические проблемы организации отдыха и туризма. — Лопатин В. Д. (1967). К сравнению разных методов определения изменчивости растительности лугов. Бот. журн., 52, 7 : 971—974. — Любарский Е. Л. (1969). К вопросу о геометрическом моделировании экологических соотношений между экосистемами. В сб.: Количественные методы анализа растительности. — Николаевская М. В. (1949). Динамика растительного покрова Воронежского заповедника. Научно-методич. зап. Гл. упр. заповедн., 12. — Работнов Т. А. (1965). О динамичности структуры полидоминантных луговых ценозов. Бот. журн., 50, 10. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. — Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. А. Чижиков, Н. А. Антипин. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — Скворцова В. К., В. Д. Утехин. (1969). Влияние роющей деятельности слепыша Spalax microphthalmus на растительный покров луговой степи. Материалы МФ ГО СССР. Биогеография, 3. — Соболев Л. Н., В. К. Богачев. (1969). Об изучении динамики растительности в связи с гидростроительством. Бот. журн., 54, 8. — Сочава В. Б. (1968). Растительные сообщества и динамика природных систем. Докл. Инст. географии Сибири и ДВ СО АН СССР, 20. — Утехин В. Д. (1969). Изменения растительности Воронежского заповедника за 30 лет (1936—1966 гг.). Мат. Московск. фил. географ. общ. СССР, Биогеогр., 3. — Шенников А. П. (1929). О конвергенции среди растительных ассоциаций.

(Получено 1 XII 1970).

УДК (018)620.1 : 582.264

М. Н. Овсянникова

МЕТОДЫ СБОРА, ТРАНСПОРТИРОВКИ, ВЫДЕЛЕНИЯ И ХРАНЕНИЯ ПРОТОКОККОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

M. N. OVSIANNIKOVA. METHODS OF COLLECTION, TRANSPORTATION, ISOLATION AND PRESERVATION OF PROTOCOCCUM ALGAE

В статье обобщены литературные данные и результаты собственных исследований по методам выделения и хранения одноклеточных зеленых водорослей. Особое место уделено вопросам генетической стабильности репродуктивного материала в разных условиях хранения. Отмечается, что оптимальные условия хранения в значительной степени определяются индивидуальными особенностями взятого штамма водоросли.

Протококковые водоросли чрезвычайно широко распространены в природе. Они встречаются в морской воде и пресных водоемах, в сточных водах различных производств, в почве и на коре деревьев, в воздухе, в виде различного типа обрастаний в сообществе с другими микроорганизмами и растениями и т. д.

В зависимости от целей и задач, поставленных исследователем, подходы к поискам и выделению водорослей из природных местообитаний могут быть различные. Для целей систематики сбор водорослей обычно не вызывает затруднений и не требует особых приспособлений. Однако для получения достаточно полного представления об альгофлоре заданного района необходимы более тщательные исследования. Если водорослей много, их легко обнаружить визуально. Если же количество их незначительно, необходимо внимательно обследовать места возможного присутствия водорослей и брать пробы даже там, где невооруженным глазом их не видно. Водоросли в отобранных пробах не всегда изучают в живом состоянии, иногда образцы фиксируют. Методы фиксации при изучении состава альгофлоры подробно изложены в книге М. М. Голлербаха и В. И. Полянского (1951).

Для изучения физиологии и биохимии водорослей, а также для использования их в народном хозяйстве необходимо выделять из природных местообитаний активные штаммы, поиски которых часто связаны с большими трудностями. Выбор источника для выделения нужного штамма определяется прежде всего целями исследования. В зависимости от предъявляемых требований (термофильность, авто- или гетеротрофия, чувствительность к свету и т. п.) пробы отбирают из горячих источников или холодных водоемов, в местах с повышенной концентрацией солей или органических веществ, в районах с различной инсоляцией. Например, штаммы с ярко выраженной гетеротрофией чаще встречаются в почвах, лужах, застойных и сточных водах; термофильные формы — в горячих источниках, в охладительных прудах электростанций, в водоемах южных районов.

Независимо от целей исследования первое и основное условие сбора проб — это соблюдение стерильности для предотвращения загрязнения образца не характерными для данного местообитания водорослями и различными микроорганизмами. Если используемую посуду или орудия лова

невозможно простерилизовать обычными способами, необходимо их хорошо прополоскать в воде данного источника или водоема или прокипятить, но не применять для стерилизации химические вещества (сулема, спирт), так как они часто оказываются токсичными и для выделяемых форм. При взятии образцов из почв нож хорошо промывается или несколько раз втыкается в почву рядом с тем местом, откуда берется проба. Если пробы берутся из различного типа обрастаний, скальпель промывается спиртом и обжигается.

Для сбора водорослей, обитающих в мелких водоемах, специальных орудий лова не требуется. В более крупных водоемах для изучения донных форм и обрастаний применяются грабельки, сачки, ложки, а для планктона — планктонные сети с ячейками различного диаметра (Голлербах и Полянский, 1951; Константинов, 1967).

Обработка собранных в полевых условиях образцов обычно проводится в лаборатории; в связи с этим особое значение приобретают способы транспортировки водорослей. Для перевозки планктонных форм, обитающих в различных водоемах, используется самая разнообразная посуда — колбы, склянки, банки, пробирки. У используемых сосудов должны быть ватные пробки для лучшего воздухообмена. Кроме того, нежелательно долгое хранение собранных планктонных форм при полном отсутствии освещения (Шавельзон, 1962). Для перевозки жидких форм удобно использовать и пастеровские пипетки, предварительно простерилизованные в лабораторных условиях. Для этого тонкий конец пипетки нужно отломить, затянуть в нее взятую пробу и пипетку опять запаять на пламени горелки или спиртовки. Если отобранная проба состоит из одноклеточных или коротконитчатых форм, она без труда затягивается в пастеровскую пипетку. В том случае, когда это более крупные нитчатые формы, их помещают в пипетку сверху. Желательно заполнить несколько пипеток для каждого образца. Среда может быть использована естественная (из мест отбора образцов), а также искусственная. В процессе своей работы мы помещали одну и ту же пробу в пипетки с разными средами. Это давало возможность ко времени приезда в лабораторию отдать предпочтение той или другой среде, не затрачивая для этого дополнительного времени. Однако в любом случае лучше использовать минеральную среду (для предотвращения быстрого развития бактерий).

Заполненные пастеровские пипетки помещают в вертикальном положении тонким концом вниз в чемоданчик из органического стекла, где они могут находиться в течение нескольких месяцев. Крышка ящика свободно открывается и снабжена ручкой. Диаметр ячеек, в которые вставляется пастеровская пипетка, в верхней перегородке чуть больше диаметра пастеровской пипетки, а в нижней в 2 раза меньше. Поэтому пастеровская пипетка прочно в них удерживается. В своей работе мы использовали чемоданчик размером 14×32 см в основании и 27 см высоты. В вертикальном положении в него входит 300 пипеток. Номер взятого образца пишут простым карандашом на небольшой этикетке, которая приклеивается к каждой пипетке липкой полиэтиленовой лентой. Привезенные образцы обрабатываются в лаборатории обычным способом. Если нет возможности сразу приступить к их обработке, они могут долго сохраняться в пастеровских пипетках.

Почвенные пробы можно перевозить в пакетах из плотной бумаги или кальки в сыром или воздушно-сухом состоянии (в последнем случае почва подсушивается в тени). Следует также помнить, что сырые почвенные образцы нельзя долго хранить в бумажных пакетах, так как это способствует быстрому развитию плесени.

При работе в экспедиционных условиях для транспортировки сухих образцов удобно использовать специально изготовленные микрокамеры. Они готовятся в лаборатории из пчелиного воска, брусочки которого напаиваются на предметные стекла в виде правильного четырехугольника. На одном предметном стекле можно сделать две таких камеры. В гото-

вую камеру вносится образец взятых водорослей (например, щепотка почвы) с таким расчетом, чтобы часть камеры была заполнена воздухом. Затем камера наглухо закрывается приплавляемым к воску покровным стеклом и помещается в микробиологический пенал, который желательно изготовить из плексигласса, чтобы проникал свет. Чем аккуратнее изготовлены камеры, тем дольше в них сохраняются взятые образцы. Преимущество такого метода состоит не только в удобстве транспортировки, но и в том, что образцы можно, не вскрывая, просматривать под микроскопом при малом увеличении или под бинокулярной лупой (Горюнова и Овсянникова, 1962). Однако транспортировка в микрокамерах сильно увлажненных образцов нецелесообразна, так как вследствие быстрого развития водорослей начинается интенсивное выделение кислорода и покровные стекла отрываются.

Существуют и другие методы перевозки проб. Фитопланктонные образцы профильтровывают через складчатый фильтр из плотной бумаги. Фильтр высушивают на воздухе, складывают в пакет и снабжают этикеткой. В таком виде он может храниться довольно долго. В лаборатории фильтры разрезают на небольшие кусочки и помещают в жидкую среду. Протококковые водоросли из таких образцов обычно развиваются на средах с нитратами. Среди вырастающих на фильтрах водорослей есть не только планктонные, но и донные формы и формы обрастаний, поднимаемые со дна волнением и течениями (Коган, 1967). Этот метод позволяет не только легко перевозить и хранить собранный материал, но и способствует исчезновению некоторых простейших, которые часто развиваются в большом количестве при выделении водорослей непосредственно из планктона.

Успех окультуривания привезенной коллекции водорослей во многом зависит от правильности подбора первоначальных условий культивирования, которые определяются целью исследования (Горюнова и Овсянникова, 1961). Выбор метода окультуривания должен быть основан на том, что будет изучаться популяция в целом или отдельные виды. При анализе водорослевой флоры для целей систематики следует помнить, что даже в образцах, взятых из небольших прудов или луж, можно обнаружить множество видов, присутствие которых часто остается незамеченным из-за конкуренции при недостатке питательных веществ. В этом случае стадия накопительных культур может оказаться наиболее важной (Pringsheim, 1949). Как правило, для развития водорослей первоначально используется минеральная среда. Рост бактерий и других загрязняющих форм на минеральной среде замедлен. Однако некоторые водорослевые формы не дают хорошего роста на обычной неорганической среде даже при варьировании pH или вообще на ней не растут. В таких случаях иногда пользуются методом почвенно-водных культур. Прибавление растворов Кнопа, Детмера, Бейеринка и др. (Bold, 1942; Владимирова и Семененко, 1962) к водной или почвенной культуре способствует росту тех видов, которые присутствуют в пробе в незначительном количестве.

Следует отметить также, что многие гетеротрофные формы водорослей развиваются на культурах, приготовленных по методу Якобсена (Коршиков, 1953). Для этого на дно сосуда (чашки, пробирки) кладут небольшие кусочки мяса или вареных дождевых червей, засыпают слоем промытого песка или земли высотой 2—3 см, заливают питательной минеральной средой, закрывают ватной пробкой и стерилизуют. Затем заражают взятой пробой с водорослями. Еще лучшие результаты дает использование перегнившей нестерильной среды, но в этом случае развивается много бактерий. Чаще же для выявления гетеротрофных форм используют обычные минеральные среды с прибавлением тех или других органических веществ (глюкоза, пептон, дрожжевой автолизат).

Одноклеточные водоросли хлорелла и хламидомонада обычно хорошо растут на агаризованной среде и могут быть выделены на ней с помощью обычной бактериологической методики. Первоначально используют

1%-ю агаризованную среду (1% агара) для пресноводных водорослей и 1.5% для форм, выделяемых из соленой морской воды (3% NaCl и выше). Суспензию водорослей высевают на минеральную агаризованную среду, выращивают и затем под лупой петлей или микропипеткой отбирают отдельные колонии (Lewin, 1959). Иногда вместо агаризованной среды используют силикагель, но его труднее готовить и обычно он не имеет преимуществ перед агар-агаром.

Преобладающая в образце водоросль не всегда является ведущей для данной ассоциации. Поэтому необходимо выращивать накопительные культуры в разных условиях питания, освещения и температуры. Подобным же образом получают накопительные культуры с целью изучения физиологии и морфологии выделяемых видов водорослей.

Стадию накопительных культур можно использовать и с целью выделения наиболее активных форм водорослей по интересующим исследователя параметрам (температура, освещение и т. д.). Для этого привезенные образцы помещают в соответствующие условия роста и развития. При этом культуры, для которых данный режим не пригоден, отмирают, что освобождает исследователя от трудоемкой работы по выделению штаммов, которые заведомо не будут использованы в дальнейшей работе. На наш взгляд, метод первичного отбора продуктивных штаммов, описанный Р. А. Шавельзон и Н. А. Потехиной (1965), пригоден именно для этого этапа работы. Но в этом случае нет оснований для предварительного выделения альгологически чистых культур водорослей.

Следующим этапом работы является получение альгологически чистых культур. Работа на этой стадии обычно проходит без особых затруднений. В некоторых случаях взятая популяция уже представляет собой альгологически чистую культуру. Однако это бывает довольно редко. К тому же культура, полученная не из одной клетки, образует популяцию, которая при длительном культивировании может изменить свойства вследствие первоначальной разнородности клеток. Поэтому чаще приходится пользоваться методом выделения культуры из одной клетки с помощью микроманипулятора, пастеровских пипеток, использовать явления фото- и хемотаксиса (особенно для нитчаток) или обычный микробиологический метод рассева накопительной культуры на чашки Петри с агаризованной средой. Как правило, колония водорослей вырастает из одной клетки. При достаточно большом разведении суспензии (густота засева около 100 клеток на чашку) встречаемость смешанных колоний, т. е. выросших не из одной клетки, составляет менее 1% (Квитко, 1961). Таким образом, будет получена не только альгологически чистая, но клоновая культура данного вида водоросли, что особенно важно для проведения генетических исследований.

Выделенные водоросли необходимо сохранить для дальнейшей работы. В последние десятилетия культивирование водорослей получило широкое развитие из-за их необходимости для физиологических и генетических исследований, а также для изучения морфологии, цитологии, экологии и таксономии отдельных клонов и популяций. Поэтому в ряде лабораторий в различных странах созданы коллекции водорослей. Однако до сих пор методы хранения разработаны очень плохо, хотя вопрос этот имеет первостепенное значение, особенно в связи с возможностью использования одноклеточных водорослей в космических целях.

Преимущество того или иного способа хранения определяется способностью культур в данных условиях сохранять свои первоначальные свойства (высокий уровень выживаемости, низкая частота спонтанного мутирования) и необходимой частотой пересевов.

Все известные из литературы методы хранения запасных культур водорослей сводятся к вариациям состава питательных сред либо физических параметров (температура, освещение, давление). Метод лиофилизации, разработанный к настоящему времени для многих культур микроорганизмов (Методы хранения коллекционных культур микроорганизмов, 1967), остается недостаточно изученным применительно к водорослям.

Варьирование условий при лиофилизации и последующем проращивании (Holm-Hansen, 1964, 1967) показало, что выживаемость зеленых одноклеточных водорослей в значительной степени зависит от скорости замораживания и температуры высушивания, что в свою очередь обусловлено содержанием воды в клетке. Образование кристаллов льда при замораживании приводит к повреждению клеточных структур, вследствие чего наступает гибель. При лиофилизации в клетках остается лишь связанная вода, которая составляет 8—20% от всего ее количества (в зависимости от вида водоросли и стадии ее развития). Остаточное количество воды в лиофилизованном материале, удаляемое высушиванием при 105°, составляет около 1% от веса клеток. Виды, выделенные из Антарктических районов, переносят лиофилизацию лучше в сравнении с видами, выделенными из районов умеренного и теплого климата. Это, по-видимому, объясняется тем, что полярные водоросли чаще подвергаются замораживанию, оттаиванию и высушиванию. Вполне вероятно, что успех метода будет во многом зависеть от того, на какой стадии развития лиофилизуется материал. Возможно, что лиофилизация автоспор, содержание воды в которых сравнительно невелико, дала бы хорошие результаты, но подобных исследований не проводится.

Однако метод лиофильной сушки, даже если бы он был разработан, не всегда можно использовать. Например, при хранении запасных культур для выращивания в бассейнах этот метод непригоден, так как необходимо большое количество материала. Хранить чистую, почти обезвоженную пасту даже в холодильнике долго нельзя, вследствие того что микробиологические процессы в ней идут еще довольно быстро и начинается загнивание. Хорошие результаты в этом случае дает легкое замораживание при —5—6° в растворе глицерина. При замораживании в 0.05 М растворе глицерина выживаемость клеток составляет 90%. В качестве протектора можно использовать и сахарозу (Sêtlik, 1966).

Состав сред. Питательные среды используются жидкие и агаризованные. Состав их зависит от вида водоросли и отчасти от условий выращивания. Состав наиболее употребительных сред для культивирования протококковых водорослей приведен в работе М. Г. Владимировой и В. Е. Семененко (1962). Те же среды используют и для хранения. Для замедленного роста применяют голодные, т. е. обедненные питательными веществами среды. Иногда используют почвенно-водные культуры. Перед закладыванием на хранение водоросли в течение 7—10 суток (в зависимости от вида) подращивают в тех же условиях, при которых идет культивирование. Подросшие водоросли хранят в разных условиях. Частота пересевов, как правило, зависит от вида водоросли и условий хранения. Например, культуры, хранящиеся на агаровых косяках при комнатной температуре, пересевают 1 раз в 1.5—2 месяца, а на той же среде при 3—5° 1 раз в 4—6 месяцев. Почвенно-водные культуры либо пересевают 1—2 раза в год, либо вообще не пересевают, а лишь доливают воду или питательную среду.

Температура. Имеющиеся к настоящему времени литературные данные свидетельствуют о том, что одни исследователи предпочитают хранение культур при комнатной температуре 20—25° (Starr, 1956, 1960; Громов, 1965), другие используют низкие температуры 3—8°. Хранение на агаре при 3—4° сохраняло жизнеспособность культуры в течение 12—15 месяцев, в дальнейшем клетки погибали. Скорость роста после хранения не изменялась, каких-либо изменений в морфологии не было отмечено (Жданникова и др., 1964). Хранение при 5—8° в течение трех лет приводило к значительному снижению интенсивности роста, а после шестилетнего хранения многие виды хлореллы и сценедесмуса обнаруживали очень низкую выживаемость или совсем погибали (Одоевская и др., 1969). Различные исследователи приходят к выводу, что мезофильные штаммы сохраняют более высокий уровень выживаемости и продуктивности при 3—10°, тогда как термофильные штаммы лучше хранить при 22—27° (Владимирова и Игнатьевская, 1966; Пименова и др., 1969).

Влажность. В процессе хранения запасных культур одноклеточных водорослей на агаризованных средах следует учитывать как влажность среды, так и влажность воздуха. Хранение на агаризованной среде в колбочках или пробирках под ватными пробками неизбежно приводит к подсыханию среды, и тогда снижение влажности становится одной из причин гибели. В то же время повышение влажности окружающей среды способствует увлажнению ватных пробок. Отсыревшие пробки легко зарастают грибами, споры которых всегда есть в воздухе, а через пробки происходит загрязнение культур. Очевидно, по этой причине Старр (Starr, 1956, 1960) рекомендует поддерживать коллекцию культур при влажности воздуха 50—60% в термостате при 20°. По данным М. Н. Пименовой и др. (1969), наиболее благоприятные условия создаются при хранении под слоем воды и в запаянных ампулах. В таких условиях количество живых клеток через 18 месяцев составляло 55—60%. Однако авторы указывают, что отрицательным фактором при хранении культур под слоем воды является довольно быстрое заражение их грибной микрофлорой, что, очевидно, является следствием увлажнения пробок. Е. Н. Жданникова с соавторами (1964) предложила метод хранения клеток водорослей в песке. На протяжении 3—7 месяцев влажность песка в пределах 15—16% не оказывала существенного влияния. Однако для длительного хранения (до 15 месяцев) более благоприятна влажность 12%; увеличение влажности приводит к отмиранию клеток. При влажности менее 5% культура погибала быстро. Количество клеток в 1 г песка не оказывало существенного влияния на выживаемость. После предварительного оживления (один пассаж) скорость роста культур, хранившихся в песке и при пересеве 1 раз в месяц, была почти одинакова.

Газовый состав среды. Большинство исследователей хранит запасные культуры в атмосфере воздуха в колбах или пробирках (Громов, 1965; Одоевская и др., 1969). Запаивание ампул в атмосфере воздуха или азота также дает хорошие результаты, тогда как при запаивании в вакууме (Пименова и др., 1969) все исследованные культуры быстро теряли жизнеспособность. Методы хранения на косяках под вазелиновым маслом, разработанные для ряда микроорганизмов (Пумпянская, 1964), оказались неприемлемыми для одноклеточных водорослей.

Интенсивность освещения. Хранение осуществляется на свету или в темноте. В случае использования пониженных температур хранение чаще проводят в темноте (Пименова и др., 1969; Одоевская и др., 1969). Для освещения используют флуоресцентные лампы холодно-белого света. Интенсивность в работах различных исследователей варьирует от 2—4 килолюкс (Громов, 1965; Одоевская и др., 1969) до 0.5—0.75 килолюкса (Starr, 1956, 1960), причем освещение может быть как постоянное, так и периодическое.

Немногочисленные работы по изучению методов хранения запасных культур одноклеточных водорослей, выполненные отечественными и зарубежными исследователями, не дают достаточно полного представления о преимуществах того или иного способа хранения, а также о генетических изменениях, происходящих в культурах водорослей в процессе хранения. Лишь в одной из работ (Fott a. Trunková, 1964) указывается, что при хранении культур в лабораторных условиях на разных средах иногда возникают устойчивые морфологические изменения, характерные для данных условий культивирования и для данной среды. Эксперименты по выяснению уровня спонтанного мутирования культур в зависимости от условий хранения вообще отсутствуют. В связи с этим нами был поставлен опыт для выяснения влияния условий хранения запасных культур одноклеточных зеленых водорослей на процесс спонтанного мутирования. Альгологически или бактериологически чистые штаммы зеленых водорослей хранили на косяках в больших пробирках (размер 2.5×30 см) под ватными пробками на минеральной среде Тамийя. Часть пробирок хранилась в холодильнике при температуре 3—4° и освещении 0.2—0.23 килолюкса, в другом варианте культуры находились при температуре

27—30° и освещении 7.0—7.5 килолюкса. В обоих вариантах опыта освещение было круглосуточным. Определяли количество видимых мутаций по макроколониям и выживаемость водорослей методом микроколоний (Аникеева и др., 1964).

Зависимость выживаемости и мутабильности различных штаммов хлореллы от условий хранения (приведены данные после хранения в течение 6 месяцев в процентах от числа просчитанных клеток и колоний)

Название водоросли	Выживаемость		Мутабильность	
	тепло	холод	тепло	холод
Chlorella vulgaris штамм ЛАРГ-1, бактериально чистый	67	88	2.07	0.56
Chl. vulgaris штамм ЛАРГ-3, бактериально чистый	91	99	2.06	0.88
Chl. vulgaris штамм 19	85	91	1.75	1.10
Chl. ellipsoidea штамм 22	79	85	3.23	2.38
Chl. vulgaris штамм 138, бактериально чистый	52	96	2.06	0.76
Chl. vulgaris штамм 146	80	96	1.62	1.34
Chl. ellipsoidea штамм 160, бактериально чистый	65	92	1.69	1.34
Chl. vulgaris штамм 182, бактериально чистый	82	94	1.83	1.12

Из таблицы видно, что при более высокой температуре понижение выживаемости и повышение количества мутантных клеток хлореллы в культуре происходят быстрее. Эти закономерности характерны как для альгологически, так и для бактериологически чистых штаммов водорослей. При часто повторяющихся пересевах указанные закономерности менее заметны, однако они проявляются и в этих условиях и лишь растянуты во времени. Пониженные температуры и низкая освещенность более способствуют поддержанию генетической стабильности репродуктивного материала, однако в каждом отдельном случае оптимальные условия хранения в значительной степени определяются индивидуальными особенностями взятого штамма водоросли.

Приведенные литературные данные, а также результаты наших исследований показывают, что методы сбора транспортировки и выделения альгологически чистых культур водорослей разработаны достаточно хорошо. В то же время количество и характер исследований условий хранения музейных культур оставляют желать лучшего. Имеющиеся сведения носят эпизодический характер. До сих пор остаются нерешенными генетические аспекты этого вопроса, хотя при длительном хранении культур они безусловно имеют большое значение. Поэтому следовало бы приветствовать более глубокое и разностороннее изучение стабильности культур одноклеточных водорослей и разработку методов их хранения.

ЛИТЕРАТУРА

Аникеева И. Д., Э. Н. Ваулина, В. А. Шевченко. (1964). Действие УФ-лучей на хлореллу. Радиобиология, 4, 6. — Владимирова М. Г. и М. А. Игнатьевская. (1966). Изучение влияния условий хранения культур *Chlorella* в коллекции на последующую их продуктивность. Микробиология, 35, 3. — Владимирова М. Г. и В. Е. Семененко. (1962). Интенсивная культура одноклеточных водорослей. — Голлербах М. М. и В. И. Полянский. (1951). Определитель пресноводных водорослей СССР, 1. — Горюнова С. В. и М. Н. Овсянникова. (1961). О методах окультуривания и очистки зеленой протококковой водоросли хлореллы. Тез. докл. Всес. совещ. по культивир. одноклет. водорослей. Л. — Горюнова С. В. и М. Н. Овсянникова. (1962). О методах выделения из природы активных штаммов хлореллы. Микробиология, 31, 3. — Громов Б. В. (1965). Коллекция культуры водорослей Биологического института Ленинградского

университета. Тр. Петергофск. биолог. инст., 19. — Ж д а н н и к о в а Е. Н., М. Н. П и м е н о в а, И. В. М а к с и м о в а, Р. М. Б а л и ц к а я. (1964). Хранение коллекций водорослей. (Длительное хранение протококковых водорослей на агаровых косяках и в песке при 3—4°). Вестн. Моск. унив., сер. биолог. и почвовед., 1. — К в и т к о К. В. (1961). Получение культур от отдельных клеток у хлореллы. В кн.: Исследования по генетике, 1. — К о г а н Ш. И. (1967). Метод сбора планктонных водорослей для последующего их культивирования. Бот. журн., 52, 11. — К о н с т а н т и н о в А. С. (1967). Общая гидробиология. — К о р ш и к о в О. А. (1953). Визначник прiсноводних водоростей Української РСР, V. — М е т о д ы х р а н е н и я к о л л е к ц и о н н ы х к у л ь т у р микроорганизмов. (1967). Отв. ред. Н. А. Красильников. — О д о е в с к а я Н. С., Л. М. Г е р а с и м е н к о и С. В. Г о р ю н о в а. (1969). Длительное хранение коллекционных культур некоторых видов водорослей. Микробиология, 38, 3. — П и м е н о в а М. Н., И. В. М а к с и м о в а и Е. Н. Ж д а н н и к о в а. (1969). Выживаемость некоторых представителей зеленых водорослей в зависимости от условий длительного хранения. Микробиология, 38, 3. — П у м п я н с к а я Л. В. (1964). Хранение микроорганизмов под минеральным маслом. Микробиология, 33, 6. — Ш а в е л ь з о н Р. А. (1962). Опыт сбора одноклеточных зеленых водорослей в полевых условиях. Бот. журн., 47, 11. — Ш а в е л ь з о н Р. А. и Н. А. П о т е х и н а. (1965). Метод первичного отбора продуктивных штаммов хлореллы. Генетика, 5. — B o l d H. (1942). The cultivation of algae. Bot. Rev., 8, 2. — F o t t B. a. E. T r u n c o v á. (1964). List of species in the culture collection of algae at the Department of Botany of Charles University. Acta Univ. Carolinae Biol., 2 : 97. — H o l m - H a n s e n O. (1964). Viability of liophilized algae. Canad. Journ. Bot., 42, 2. — H o l m - H a n s e n O. (1967). Factors affecting the viability of lyophilized algae. Cryobiology, 4, 1. — L e w i n R. A. (1959). The isolation of algae. Revue Algol., N. S., 4, 3. — P r i n g s h e i m E. G. (1949). Pure culture of algae. Their preparation and maintenance. — S ê t l i c J. (1966). Annual report of the laboratory of experimental algology and department of applied algology for the year 1966. — S t a r r R. C. (1956). Culture collection of algae at Indiana University. Lloydia, 19 : 129. — S t a r r R. C. (1960). The culture collection of algae at Indiana University. Amer. Journ. Bot., 47, 1.

Институт общей генетики
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 1 VI 1970).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.001.4 : 582.736(512.3)

Н. Улзийхутаг

НОВАЯ СЕКЦИЯ И НОВЫЙ ВИД *OXYTROPIS* ИЗ ФЛОРЫ МОНГОЛИИ

N. ULZIYKHUTAG. A NEW SECTION AND A NEW SPECIES OF OXYTROPIS FROM THE FLORA OF MONGOLIA

Описываемый нами новый вид остролодочника отличается очень характерными примитивными признаками, связывающими его с родом *Astragalus* L. Мы считаем необходимым выделить его в особую секцию, родственную, с одной стороны, секции *Hystrix* Bunge, а с другой — секции *Lycotriche* Bunge. Новый вид несомненно принадлежит к числу древнейших видов рода, и можно предполагать, что именно такого типа остролодочник послужил исходным для горностепного *O. tragacanthoides* Fisch., с одной стороны, и пустынного *O. aciphylla* Ledeb., с другой.

SECTIO NOVA ET SPECIES NOVA *OXYTROPIS* E FLORA MONGOLIAE

Monanthos Ulzij. sect. n. (subgenus *Traganthoxytropis* Vass.). Stipulae cum petiolo connatae; foliola 4—6-paria; petioli foliolis deciduis durescentes et spinescentes. Flores solitarii, carina non acuminata. Legumina oblonga, rigide coriacea, fere unilocularia, septo angustissimo.

Typus: *Oxytropis grubovii.*

Oxytropis grubovii Ulzij. sp. n.

Fruticulus valde ramosus, pulvinos densissimos ad 120 cm in diam., 60 cm altos formans. Rami hornotini abbreviati, 1.5—3.0 cm longi; stipulae rigidae coriaceae, 6—8 mm longae, cum petiolo ad trientem connatae, ut petioli pilis brevibus appressis et longis squarrosis albis sericeis supra dense tectae, extremitatibus liberis triangulari-lanceolatis, margine albo-ciliatis. Folia 1.5—5 cm longa, petiolis rachide subaequilongis, foliolis deciduis in durescentibus spinescentibus, ad 5 cm longis; foliolis 4—6 paribus, ovatis vel ovalibus, 5—7(8) mm longis, 2.5—4(5) mm latis, apice breviter acuminatis, utrinque appresse albo-sericeis, supra glandulis nigrescentibus sessilibus subinconspicuis sparsis praeditis. Flores solitarii axillares, pedicellis axillaribus villosis, albo-pilosis, 9—11 mm longis, bractea lineari-lanceolata, 6—7 mm longa, albo-ciliata ad articulationem praeditis. Calyx basi bracteolis duabus ferrugineis lineari-lanceolatis, oppositis, albo-ciliatis, 7 mm longis 1 mm latis praeditus, obliquus, tubulato-campanulatus, 9—12 mm longis, distincte bilabiatus, fusco-ferrugineus, rigide membranaceus, pilis albis rectis brevibus et longis sparse tectus, dentibus lanceolatis, 5—7 mm longis, acutis, marginibus membranaceis albo-ciliatis, intus dense longe albo-

pilosis. Corolla purpurea (lilacino-rosea?), vexillo 22—24 mm longo, lamina late ovata, suborbiculari (13—15×17 mm) apice subsinuata, basi in unguem 4(5) mm longum 1 mm latum abrupte attenuata, alis 18 mm longis, lamina superne valde dilatata, oblique truncata, obtusa, carina 18—20 mm longa, obtusa, non acuminata. Ovarium sessile, dense longe albo-pilosum, 14—20-ovulatum. Legumen durum coriaceum, oblongo-ellipticum, vel oblongo-ovatum, 12—13 mm longum, 4—5 mm latum, apice rostratum, rostro subulato ca 1 mm longo, ad suturam ventralem septo angusto ad 1—1.5 mm lato praeditum, subuniloculare, pilis longis squarrosis albis dense obtectum. Semina ignota. Fl. et fr. VII.

Ad latera et fundos alveorum fluminum siccorum, in declivibus arenoso-lapidosis desertis et ad prolongamenta elevationum.

Typus: Respublica Popularis Mongolia. Desertum Bordzon-Gobi, ad extremitatem austro-orientalem jugi Churchu-ula, inter Ulan-tsab et Gurban-Modny bulak, in sedimentis tertiariis rubris et fundum alvei sicci, 29 VII 1970 V. I. Grubov, N. Ulzijchutag et G. Tserenbalzhid, in herbario Instituti Botanici Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur; isotypi in herbario Instituti Biologiae Acad. Sc. Respublicae Popularis Mongoliae et Universitatis Mongoliae (Ulan-Bator) conservatur.

Specimina examinata: 1) Respublica Popularis Mongoliae. Desertum Galbyn-Gobi, extremitas austro-occidentalis, mons Tsagan-Chajrchan, ad latera alvei sicci arenoso-glareosi, 29 VII 1970, V. I. Grubov, N. Ulzijchutag, G. Tserenbalzhid; 2) Desertum Galbyn-Gobi, locus Temen-Czulu dictus, 36 km ad austro-occidentem occidentalem a fonte Chatan-Bulak secundum viam Chan-Bogdo somon — Chatan-Bulak somon, in monticulis arenifactis ardesiacis, 2 VIII 1970, V. I. Grubov, N. Ulzijchutag, G. Tserenbalzhid.

Affinitas: Species *O. tragacanthoides* Fisch. affinis est, a qua tamen legumine duro coriaceo, floribus solitariis, calyce distincte bilabiato ferrugineo rigide membranaceo albo-piloso, carina non acuminata et habitu (pulvinis magnis compactissimis) bene differt.

Монгольский государственный
университет,
Улан-Батор.

(Получено 29 I 1971).

УДК 582.001.4 : 582.998

С. Ю. Липшиц

ЗАМЕТКА О РОДЕ *PTERACHAENIA* (BENTHAM) LIPSCHITZ *(COMPOSITAE)*

С 1 рисунком

S. LIPSCHITZ. DE GENERE *PTERACHAENIA* (BENTHAM) LIPSCHITZ (*COMPOSITAE*) NOTA

Еще свыше 30 лет тому назад при работе над монографией рода *Scorzonera* я заинтересовался таксономическим положением названного объекта. Крайне своеобразный однолетний вид, обладающий оригинальным строением семянки, — наличием белых мясистых крыльев, был отнесен Бентамом, а затем Гукером к особой секции *Pterachaenia* Benth. рода *Scorzonera*. Подобный характер семянки, неизвестный ни у одного представителя рода *Scorzonera*, заставил меня трактовать *Pterachaenia* Benth. не в ранге секции последнего рода, а как самостоятельный монотипный род. В то же время я тогда не имел возможности лично исследовать единственный известный вид секции *Pterachaenia* — *Saussurea ste-*



1—2 — *Pterachaenia stewartii* (облик, натуральная величина); *3—4* — семянки (увел. 5).

wartii Hook. f., обитающий в пределах Афганистана и современного Пакистана (Пенджаб).

Недавно присланные мне из ФРГ для научной обработки образцы рода *Scorzonera*, собранные Фрейтагом (H. Freitag) в Афганистане, среди которых оказались относящиеся к роду *Pterachaenia*, позволили подробно ознакомиться с ним. Привожу расширенное латинское описание рода.

Genus *Pterachaenia* (Bentham) Lipschitz, 1939, Fragmenta Monogr. Gener. Scorzonera, 2 : 31 in textu; Ind. Kewens. 1959, suppl. 12 : 116. — Generis Scorzonerae sect. *Pterachaenia* Bentham, 1873, in Benth. et Hook. f., 1873, Gen. Plant. : 532; Hook. f., 1881, Fl. Brit. India, 3 : 419.

Plantulae annuae. Caules nunc numerosi nunc solitarii, scapiformes, ascendentes vel suberecti foliis breviores vel vix longiores. Folia linearia apice vix gradatim acuminata et interdum uncinella. Calathidia ad apicem caulis solitaria involucro tomentoso demum subglabro. Involucri phylla herbacea margine angustissime membranacea inconspicue imbricata pauciseriata saepe tantum biseriata; exteriora minora ovata acuta; interiora valde longiora oblongo-lanceolata. Achenia matura stipite inconspicuo brevi suffulta, linearia vel lineari-oblonga, 12—13 mm lg., glabra, costata, costis 2—3 in alas albas crassiusculas margine echinulatas vel laevis dilatatis. Pappus rubescens achaenium aequans rigidulus setis numerosis plumosis sed supra medium scabridis.

A genere *Scorzonera Pterachaenia* achenii charactere, involucri phyllis inconspicue imbricatis necnon radice annua optime differt.

Nomen genericum a verbo graeco «pteron» — ala et «achaenium» a cl. Bentham constructum.

T y p u s g e n e r i s: *Pterachaenia stewartii* (Hooker f.) R. R. Stewart, 1952, Punjab (Pakistan) For. Rec. 2, 1 (Cat. Pl. Rawalpindi Distr.) : 50 (opus non visum). (=*Scorzonera stewartii* Hook. f., 1881, op. cit. : 419).

S p e c i m i n a e x a m i n a t a: «Afghanistan, S. E. Kandahar, 60 km W, dune area E of Kuschk-i-Nakhud, 900 m, 26 IV 1967, № 488, H. Freitag»; «S. E. Sir Čahan, S. of Spin Boldak, sandy plains 5 km W, 1200 m, 23 III 1969, № 4633, H. Freitag»; «E. Jalalabad, 5 km N, gravelled dry river bed beside road, 650 m, 3 IV 1969, № 4722, H. Freitag» (3 листа).

Вероятно, крылья на семянке у *Pterachaenia stewartii*, вида, обитающего на песчаных субстратах, служат приспособлением, выработанным в процессе отбора, для лучшего рассеивания семянок и их защиты от сильного засыпания песком.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 III 1971).

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.572.225 : 576.312.37

Л. И. Вахтина

СРАВНИТЕЛЬНОКАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВИДОВ *ALLIUM* СЕКЦИЙ *CEPA* PROKH., *HAPLOSTEMON* BOISS. И *ALLIUM*

С 5 рисунками

L. I. VAKHTINA. A COMPARATIVE-KARYOLOGICAL INVESTIGATION OF SPECIES OF *ALLUM* BELONGING TO THE SECTIONS *CEPA* PROKH., *HAPLOSTEMON* BOISS AND *ALLIUM*.

Приводятся результаты кариологического исследования 22 видов рода *Allium*. Обсуждаются вопросы кариотипической изменчивости внутри рода *Allium*.

К настоящему времени из 500—600 видов *Allium* цитологически исследовано около 300 (Levan, 1931, 1932, 1935 и др.; Mensinkai, 1940; Feinbrun, 1950; Szelubsky, 1950; Ownbey a. Aase, 1956; Eid, 1963; Brat, 1965; Вахтина, 1964а, б, 1965; Pedersen a. Wendelbo, 1966, и др.). Особенно неполно исследованы виды, произрастающие в Советском Союзе. В предыдущих сообщениях нами были приведены результаты кариологического исследования некоторых видов секций *Rhiziridium* Don (Вахтина, 1965) и *Molium* Don (Вахтина, 1969). Настоящая статья посвящена кариологии 22 видов лука, распространенных на территории нашей страны, относящихся, по классификации А. И. Введенского (Введенский, 1936, 1963), к секциям *Cepa* Prokh., *Haplostemon* Boiss. и типовой секции *Allium* (*Porrum* Don), а также некоторым аспектам дифференцировки кариотипа в роде *Allium*.

Материал и метод

Изучены 22 вида из коллекции диких луков, собранной и морфологически изученной сотрудником Ботанического сада АН УзбССР З. Н. Филимоновой (1959, 1966).

Кариотипы изучались на метафазных пластинках меристемы корней (диплоидный набор) и в митозе микроспор (гаплоидный набор). Метод приготовления препаратов, изучения кариотипов и построения кариограмм описан нами ранее (Вахтина, 1964а, б).

В статье указываются коллекционные номера З. Н. Филимоновой (к. н.) и гербарные номера изученных экземпляров (следующая цифра).

Секция *Cepa* Prokh. *A. galanthum* Kar. et Kir. Тянь-Шань, Кайбинское ущелье, к. н. 336; 2, 10 VII 1964, Вахтина. n=8; 2n=16. 7 метацентрических и субметацентрических хромосом гаплоидного набора имеют длину 9.7—6.8 μ; спутничная хромосома (VII) длиной 7.0 μ имеет отношение плеч около 3; спутник очень маленький, прикреплен к более короткому плечу (рис. 1, *1* и 2, *3*).

A. pskemense B. Fedtsch. Тянь-Шань, поселок Пскем, к. н. 560; 8, 15 VII 1964, Вахтина. n=8; 2n=16.7 хромосом гаплоидного набора являются субметацентрическими и метацентрическими, их длина 8.9—6.3 μ

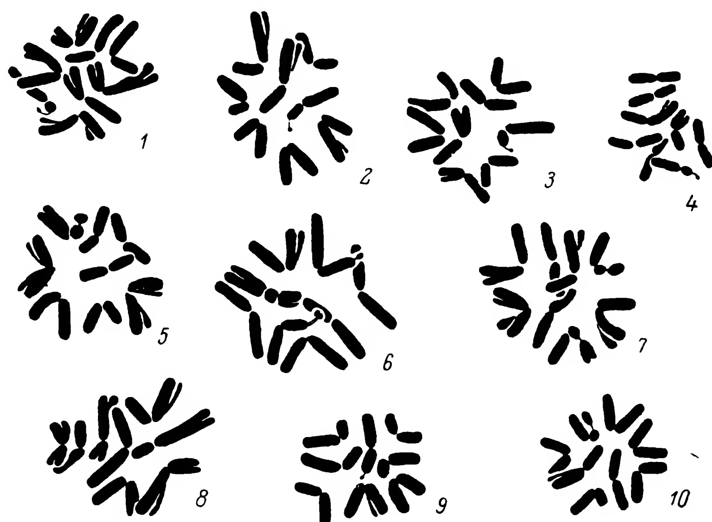


Рис. 1. Гаплоидные наборы некоторых видов *Allium*.

1 — *A. galanthum* (n=8); *2* — *A. pskemense* (n=8); *3* — *A. oschaninii* (n=8); *4* — *A. margaritae* (n=8); *5* — *A. crystallinum* (n=8); *6* — *A. brevidens* (n=8); *7* — *A. filidens* (n=8); *8* — *A. elegans* (n=8); *9* — *A. confragosum* (n=8); *10* — *A. turkestanicum* (n=8).

(рис. 2, *6*). Спутничная акроцентрическая хромосома (VI) имеет длину 6.9 μ и отношение плеч около 3; спутник маленький, шарообразный (рис. 1, *2*).

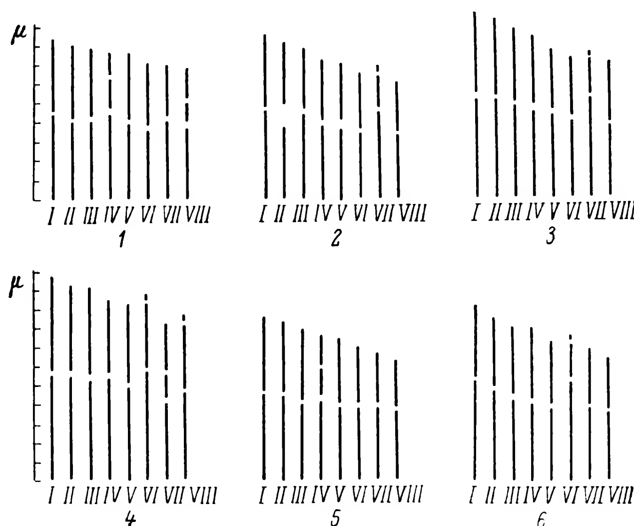


Рис. 2. Кариограммы некоторых видов *Allium*.

1 — *A. filidens*; *2* — *A. oschaninii*; *3* — *A. galanthum*; *4* — *A. brevidens*; *5* — *A. crystallinum*; *6* — *A. pskemense*.

A. oschaninii O. Fedtsch. Памиро-Алай, Туркестанский хр., 30 км от Исфары, к. н. 255; 18, 5 VII 1964, Вахтина. n=8; 2n=16. В гаплоидном наборе — 7 метацентрических и субметацентрических хромосом длиной от 8.4 до 5.8 μ. Акроцентрическая спутничная хромосома (VII) длиной 6.6 μ имеет отношение плеч около 3; маленький шарообразный спутник прикреплен к более короткому плечу (рис. 1, *3* и 2, *2*).

Секция *Haplostemon* Boiss. *A. margaritae* B. Fedtsch. Тянь-Шань, Чу-Илийские горы, к. н. 372; 21, 17 VI 1964, Вахтина. n=8; 2n=16. 7 хромосом гаплоидного набора являются метацентрическими и субметацентрическими, их длина 6.5—5 μ. Субметацентрическая спутничная хромосома (VIII) длиной 4.7 μ несет маленький шарообразный спутник на более коротком плече (рис. 1, *4* и 3, *7*).

A. scabrellum Boiss. et Buhse. Ташкент, Ботанический сад, сорное, к. н. 106; 13, 11 VI, Вахтина. В меристеме корней у данного вида обнаружено 24 хромосомы. В метафазах микроспор число хромосом варьирует от 8 до 14, часто можно обнаружить фрагменты и микроядра (рис. 4, *4—6*). В гаплоидном наборе хромосомы довольно мелкие, от 7.5 до 5 μ. Спутничные хромосомы обнаружить не удалось.

A. pallasii Murr. Тянь-Шань, ниже оз. Иссык, на склонах, к. н. 1; б. н. 2n=16. 7 пар метацентрических и субметацентрических хромосом

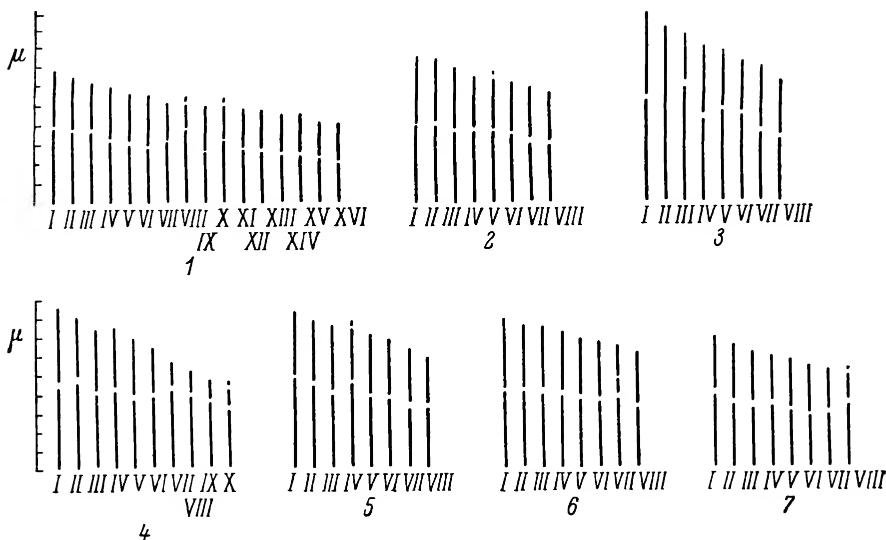


Рис. 3. Кариограммы некоторых видов *Allium*.

1 — *A. caesium* (n=16); *2* — *A. caesium* (n=8); *3* — *A. elegans*; *4* — *A. kujukense*; *5* — *A. confragosum*; *6* — *A. turkestanicum*; *7* — *A. margaritae*.

диплоидного набора имеют длину 13—7 μ. Акроцентрическая спутничная хромосома несет очень крупный спутник, иногда в 2—3 раза более длинный, чем короткое плечо хромосомы (рис. 5, *9*).

A. caesium Schrenk. Нами изучались кариотипы растений этого вида, собранные в различных географических пунктах Средней Азии. Растения из предгорий Ферганского хребта, а также из района оз. Биликуль (к. н. 133 и 57) оказались диплоидными (2n=16). Все остальные 7 популяций, изученные нами (к. н. 378 — Каратау, плоскогорье Джон; к. н. 445 — Каратау; к. н. 416 — Каратау, Байджансай; к. н. 56 — нагорье Тыр-Турмас; к. н. 341 — заповедник Туралаш Куянский; к. н. 140 — Гиссарский хребет, Байсунский лесхоз; к. н. 278 — Туркестанский хребет, Кульсай), — тетраплоидны (2n=32).

Подробно нами изучались кариотипы диплоидной формы из предгорий Ферганского хребта и тетраплоидной формы из Каратау, плоскогорья Джон.

Диплоидная форма этого вида в гаплоидном наборе (рис. 4, *1*) имеет 8 метацентрических и субметацентрических хромосом длиною от 7.6 до 5.6 μ, одна из которых — спутничная, длиною 6.4 μ (отношение плеч 1.4); спутник маленький, шарообразный. Различия по величине между хромосомами невелики, они несколько меньше, чем у большинства исследованных нами видов лука (рис. 3, *2*).

Тетраплоидная форма *A. caesium* в гаплоидном наборе имеет 16 хромосом (рис. 4, *2*) длиной от 6.7 до 3.8 μ. В наборе имеется 2 спутничные

хромосомы, VIII и X (рис. 3, *1*). VIII хромосома — акроцентрическая, длиной 5.1 μ, имеет отношение плеч 2.5. X — субметацентрическая хромосома длиной 4.8 μ, отношение плеч 1.9. Очень маленькие спутники шарообразной формы прикреплены к коротким плечам хромосом.

Следовательно, кариотипы диплоидной и тетраплоидной форм отличаются числом хромосом, их величиной (у диплоидной формы они крупнее), некоторым непропорциональным преобладанием числа субметацен-

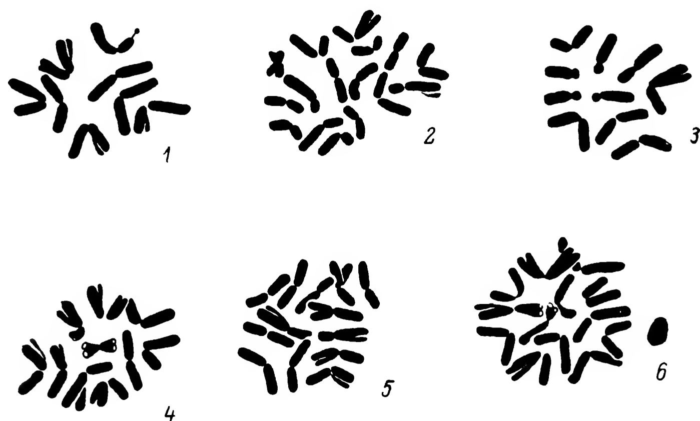


Рис. 4. Гаплоидные наборы некоторых видов *Allium*.

1 — *A. caesium* (n=8); *2* — *A. caesium* (n=16); *3* — *A. kujukense* (n=10); *4—6* — *A. scabrellum* (n=10, 13, 13+fr).

трических хромосом (см. кариограммы на рис. 3, *1*, *2*) у тетраплоидной формы, морфологией спутничных хромосом.

A. schoenoprasoides Regel. Памиро-Алай, Алайский хр., к. н. 214; б. н. 2n=16. 7 пар метацентрических и субметацентрических хромосом диплоидного набора достигают длины 13 μ. Спутничная акроцентриче-

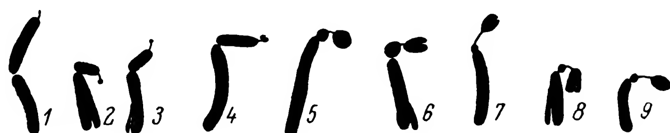


Рис. 5. Спутничные хромосомы некоторых видов *Allium* (из диплоидных наборов).

1 — *A. popovii*; *2* — *A. sabulosum*; *3* — *A. schoenoprasoides*; *4* — *A. turcomanicum*; *5* — *A. longicuspis*; *6* — *A. borszczowii*; *7* — *A. atroviolaceum*; *8* — *A. griffitianum*; *9* — *A. pallasii*.

ская хромосома (около 6 μ), по-видимому, самая малая хромосома набора (рис. 5, *3*).

A. kujukense Vved. Тянь-Шань, Каратау, плоскогорье Карай, юго-зап. каменистые склоны, на щебне, к. н. 293; 14, 5 VII 1964, Вахтина. 2n=20, n=10. Кариотип этого вида подробно нами изучен ранее (Вахтина, 1964а). Гаплоидный набор этого вида (рис. 4, *3*) состоит из более мелких акроцентрических хромосом (5.4—4.4 μ) и более крупных субметацентрических и метацентрических хромосом (8.0—6.3 μ). Спутничная акроцентрическая хромосома несет спутник, величиной равный короткому плечу хромосомы (рис. 3, *4*).

A. confragosum Vved. Тянь-Шань, Моголтау, сухие склоны, к. н. 215; 19, 15 VII 1964, Вахтина. 2n=16, n=8. 7 метацентрических и субметацентрических хромосом гаплоидного набора имеют длину от 8.2 до 5.7 μ. Субметацентрическая спутничная хромосома (IV) длиной 7.2 μ имеет маленький шарообразный спутник (рис. 1, *9* и 3, *5*).

A. popovii Vved. Окрестности Ташкента, Копланбек, почва песчаная, к. н. 345; 38, 17 VII 1964, Вахтина. 2n=16. 7 пар метацентрических и субметацентрических хромосом длиной от 13.5 до 9 μ составляют диплоидный набор этого вида. Почти метацентрическая спутничная хромосома (VI) несет маленький округлый спутник (рис. 5, *1*).

A. elegans Drob. Памиро-Алай, перевал в сторону Шахимардана к. н. 812; 29, 20 VI 1964, Вахтина. 2n=16, n=8. 7 метацентрических и субметацентрических хромосом гаплоидного набора имеют длину 9.8—6.1 μ. Акроцентрическая хромосома имеет длину 8.5 μ и отношение плеч 2.6. Нами не был обнаружен спутник ни у одной хромосомы набора, но, вероятно, спутничной является III хромосома, как самая асимметричная (рис. 1, *8*). Хромосомы *A. elegans* значительно длиннее и асимметричнее хромосом остальных, изученных нами видов секции *Haplostemon*, в отдельных микроспорах хромосома I может достигать 12 μ, а отношение плеч ее — 1.7 (рис. 3, *3*).

A. griffitianum Boiss. Голодная степь, 10 км от Янги-Ера, к. н. 693; б. н. 2n=16. Длина хромосом диплоидного набора 11.5—7.5 μ. Акроцентрическая спутничная хромосома (VI или V) имеет отношение плеч около 6. Спутник очень крупный, превосходящий по размерам короткое плечо хромосомы (рис. 5, *8*).

A. sabulosum Stev. Кызылкумы, к. н. 728; б. н. 2n=16. Метацентрические и субметацентрические хромосомы диплоидного набора имеют длину 11—6.5 μ. Акроцентрическая спутничная хромосома (V или VI) несет небольшой округлый спутник на более коротком плече (рис. 5, *2*).

A. turkestanicum Regel. Тянь-Шань, Чу-Илийские горы, близ ст. Отар, у полотна железной дороги, к. н. 371; 23, 20 VII 1964, Вахтина. 2n=16; n=8. 7 метацентрических хромосом гаплоидного набора (рис. 1, *10*) имеют длину 7.7—5.8 μ. Спутничная хромосома — акроцентрическая, длиной 5.9 μ, отношение ее плеч около 6. К короткому плечу спутничной хромосомы прикреплен крупный спутник, в 2.2 раза превышающий короткое плечо хромосомы (рис. 3, *6*).

Секция *Allium*. *A. brevidens* Vved. Карши-Тау, к. н. 504; 41, 31 VI 1964, Вахтина.

2n=16; n=8 (рис. 1, *6*). В гаплоидном наборе *A. brevidens* имеется 5 метацентрических и субметацентрических хромосом (I—V) длиной от 10.7 до 9.2 μ. В гаплоидном наборе *A. brevidens* обнаружены 2 спутничные хромосомы (VI и VIII), они субметацентрические (отношения их плеч 1.3 и 1.7), небольшие округлые спутники прикреплены к более короткому плечу (рис. 2, *4*). Субметацентрическая VII хромосома имеет вторичную перетяжку на более коротком плече хромосомы, расположенную так, что дистальный конец короткого плеча примерно в 2 раза больше, чем его участок от центромеры до вторичной перетяжки.

A. borszczowii Regel. Юго-восточные Кызылкумы, 30 км от сов. Кок-Су, закрепленные пески, к. н. 242; б. н. 2n=16. Метацентрические и субметацентрические хромосомы диплоидного набора имеют длину от 10 до 18 μ. Спутничная хромосома не является самой малой хромосомой набора (по-видимому, VII); она акроцентрическая. Спутник в 1.5—2 раза больше короткого плеча, к которому он прикреплен (рис. 5, *6*).

A. turcomanicum Regel. Памиро-Алай, Сурхан-Дарьинская обл., за Байсуном, склоны гор, к. н. 757; б. н. В диплоидном наборе этого вида 16 хромосом у одних растений и 32 хромосомы у других, собранных из одной и той же популяции. В наборе диплоида — одна пара спутничных субметацентрических хромосом со сравнительно крупным спутником на более коротком плече (рис. 5, *4*). Остальные 7 пар хромосом имеют длину от 15 до 9 μ, они метацентрические и субметацентрические.

A. crystallinum Vved. Кашка-Дарьинская обл., Лянгар, к. н. 86; 33, 15 VI 1964, Вахтина. 2n=16, n=8. Длина субметацентрических и метацентрических хромосом гаплоидного набора колеблется от 8.5 до 6 μ. Акроцентрическая спутничная хромосома (V) имеет длину 7.14 μ, отно-

шение плеч 3.0. Спутник крупный, не меньше короткого плеча, к которому он прикреплен (рис. 1, *5* и 2, *5*).

A. filidens Regel. Тянь-Шань, Кировский лесхоз, предгорье Ферганского хребта, каменистые склоны, к. н. 136; 20, 30 VI 1964, Вахтина. 2n=16, n=8 (рис. 1, *7*). 6 метацентрических и субметацентрических хромосом гаплоидного набора имеют длину от 8.5 до 7.1 μ. В гаплоидном наборе 2 спутничные хромосомы: акроцентрическая хромосома (IV) длиной 7.5 μ со спутником, несколько меньшим короткого плеча, и акроцентрическая хромосома (VIII) длиной 6.5 μ со спутником, как правило, крупнее, чем короткое плечо (рис. 2, *1*).

A. longicuspis Regel. Тянь-Шань, хр. Каратау, подъем на Бурное, к. н. 488; 45, 5 VII 1964, Вахтина. 2n=16. Метацентрические и субметацентрические хромосомы диплоидного набора имеют длину 13—19 μ. Пара спутничных акроцентрических хромосом характеризуется крупным спутником (рис. 5, *5*).

A. atroviolaceum Boiss. Ташкент, Ботанический сад, 43, 31 V 1964, Вахтина. В меристеме корней этого вида обнаружено 32 хромосомы, среди которых — спутничные, акроцентрические хромосомы с крупными спутниками, в 2—3 раза превышающими короткие плечи хромосом (рис. 5, *7*).

Обсуждение

Большинство исследованных видов лука относятся к диплоидам с x=8.

В секции *Haplostemon* особенно интересен кариотип *A. kujukense* (2n=20 и n=10), подробно он описан нами ранее (Вахтина, 1964а).

Исследованные нами растения *A. scabrellum* являются триплоидами. В клетках корней у них 24 хромосомы, в микроспорах число хромосом варьировало от 8 до 14, причем часто встречались микроядра и фрагменты.

Нами исследованы растения *A. caesium* из 9 популяций. Кариологически этот вид оказался неоднородным: растения, собранные в окрестностях оз. Биликуль и в предгорьях Ферганского хребта, относятся к диплоидам (2n=16), остальные 7 популяций оказались тетраплоидными.

Секция *Allium* представлена как диплоидными, так и тетраплоидными видами с основным числом 8. У *A. atroviolaceum*, который, по нашим данным, является тетраплоидом, Леван нашел n=8 (Levan, 1931), что указывает на возможный полиморфизм этого вида.

Исследованные нами виды лука, относящиеся к разным секциям, различаются по длине хромосом. Наиболее крупные хромосомы у *A. brevidens* (самая крупная хромосома гаплоидного набора достигает 11 μ). Самые мелкие — у *A. kujukense* и тетраплоидных форм *A. caesium* (хромосомы гаплоидного набора последнего достигают лишь 6.7 μ). Различия в длине отдельных хромосом приводят к различиям и в общей длине хромосом гаплоидного набора. Естественно, что наибольшей длиной гаплоидного набора обладают тетраплоидные формы *A. caesium* (82.5 μ) и 20-хромосомный *A. kujukense* (61.7 μ). Крупнохромосомный *A. brevidens* (2n=16) имеет общую длину 75.5 μ, тогда как мелкохромосомный *A. margaritae* (тоже 2n=16) имеет общую длину всего 45 μ.

Если сравнивать исследованные виды по средней длине их хромосом, то оказывается, что наименьшей средней длиной обладает тетраплоидный *A. caesium*; она составляет всего 5 μ. Небольшую среднюю длину имеют и хромосомы *A. kujukense* (около 7 μ).

Некоторое уменьшение средних размеров хромосом у тетраплоидных форм, отмеченное различными исследователями (Levan, 1935; Mensinkai, 1940; Bhaskaran a. Swaminathan, 1960), выявляется при сравнении тетраплоидных форм *A. caesium* с диплоидными. Удвоение числа хромосом сопровождается увеличением общей длины хромосом с 52.5 до 82.5 μ, т. е. только в 1.5 раза.

Приспособительное значение уменьшения средней длины хромосом у полиплоидных форм для интимных процессов клеточного деления не вызывает никаких сомнений. Обычно такое укорочение хромосом объясняют изменением степени их спирализации в ходе митоза или мейоза, обусловленным генотипическим влиянием (Mensinkai, 1940). Однако следует указать, что причиной уменьшения длины хромосом у полиплоидных форм, по сравнению с диплоидными, может быть и редукция хромосомного материала в ходе эволюции полиплоидов.

Как уже указывалось нами ранее (Вахтина, 1965, 1969), определенные различия в длине хромосом набора обнаруживаются не только между отдельными видами лука, но могут характеризовать и целые секции. Наиболее крупные хромосомы у видов секции *Molium* (Вахтина, 1969). Виды секций *Cepa* и *Allium* обладают средними по величине хромосомами (см. кариограммы на рис. 3); длина самой крупной хромосомы колеблется от 8.5 до 10.5 μ, самой маленькой — от 5.8 до 8 μ, а общая длина гаплоидного набора от 56 до 75 μ. Самые крупные хромосомы в пределах данных секций, как уже отмечалось, у *A. brevidens*, самые мелкие — у *A. oschaninii.*

Виды секций *Rhiziridium* (см. Вахтина, 1965) и *Haplostemon* имеют более мелкие хромосомы. Длина самой крупной хромосомы колеблется у 16-хромосомных видов от 6.5 до 9.8 μ, общая длина набора от 45 до 63 μ. Крупными хромосомами в секции *Haplostemon* отличается *A. elegans* и очень мелкими — *A. margaritae* (см. кариограммы на рис. 3).

Сравнение кариограмм видов лука показывает, что отдельные виды отличаются не только по абсолютной величине хромосом, но и по их относительным размерам в пределах одного кариотипа, а также по степени асимметрии отдельных хромосом и числу асимметричных хромосом.

Теоретически кариотип любого вида можно рассматривать как произошедший от формы, которая имела только одинаковые по величине равноплечие хромосомы. Тогда любые различия между хромосомами и хромосомными плечами будут определенными этапами в ходе дифференциации кариотипа. Именно такой смысл вкладывается в понятия «более дифференцированный кариотип» и «менее дифференцированный кариотип», которые в настоящее время приходится использовать для обозначения различий между кариотипами, зачастую очень резких. Естественно, что в действительности изменения кариотипа могут идти как в сторону возникновения резких различий между входящими в его состав хромосомами и их плечами, так и в сторону возникновения большей однородности кариотипа по величине и форме хромосом и большей симметричности самих хромосом.

Абсолютные различия между самой крупной и самой мелкой хромосомами одного и того же гаплоидного набора у исследованных видов лука невелики, что подтверждает наблюдения, сделанные Леваном (Levan, 1935). Сильнее всего эти различия выражены у *A. kujukense* (4.5 μ) и *A. elegans* (3.7 μ). Слабее всего они выражены у *A. margaritae* и *A. turkestanicum* и составляют около 1.8 μ. У остальных видов они порядка 2—3 μ.

Несколько отчетливее проявляются у исследованных видов лука различия в относительной длине хромосом гаплоидного набора. Сильнее всего относительные различия выражены у 20-хромосомного *A. kujukense* (хромосома I больше хромосомы X в 2.3 раза). Особенно интересен в этом отношении изученный нами тетраплоид *A. caesium*, диплоидная форма которого обладает значительно меньшими различиями между хромосомами (у диплоида — 1.4 раза, у тетраплоида — 1.8). Возможно, что уменьшение средних размеров хромосом у тетраплоидных форм, по сравнению с диплоидными, отмеченное выше, неодинаково затронуло отдельные хромосомы, что в некоторых случаях может приводить к усилению различий между хромосомами набора.

Кариотипы исследованных видов значительно отличаются по числу неравноплечих хромосом и степени их асимметрии. Наибольшее число

акроцентрических хромосом имеется в кариотипе *A. kujukense* (4). У остальных видов (кроме тетраплоидов) кариотип содержит только 1 акроцентрическую хромосому или не имеет их вовсе.

Частота встречаемости акроцентрических хромосом также неодинакова у видов, относящихся к разным секциям. Наличие акроцентрических хромосом характерно для видов секции *Allium* (и для ранее изученных нами видов секции *Rhiziridium*). Из 7 изученных видов секции *Allium* только 2 не имеют акроцентрических хромосом — *A. brevidens* и *A. turcomanicum.* Акроцентрические хромосомы имеются в кариотипах всех трех изученных видов секции *Cepa.* Напротив, из 11 изученных 16-хромосомных видов, относящихся к секции *Haplostemon*, акроцентрические хромосомы имеют только 3 вида — *A. pallasii*, *A. griffitianum* и *A. turkestanicum*, причем лишь у последнего вида акроцентрическая хромосома отличается сильной степенью асимметрии. Описываемые кариотипы видов лука отличаются по числу и морфологии спутничных хромосом. Подавляющее большинство 16-хромосомных видов имеет 1 спутничную хромосому.

Не обнаружены спутничные хромосомы у *A. elegans. A. brevidens* имеет 2 спутничных хромосомы и еще 1 хромосому со вторичной перетяжкой. 2 спутничные хромосомы в кариотипе *A. filidens.* Оба вида относятся к секции *Allium.* Спутничные хромосомы различных кариотипов отличаются по относительной величине. Наличие средних по размерам спутничных хромосом (хромосом IV—VI) характерно для большинства изученных видов секций *Allium* и *Haplostemon.* Несколько менее крупные, но не самые малые в наборе спутничные хромосомы у видов секции *Cepa.* Самые малые в наборе спутничные хромосомы — у ранее исследованных нами видов секций *Molium* и *Rhiziridium.*

Наименее асимметричными спутничными хромосомами обладают виды секции *Haplostemon*, здесь иногда они могут быть почти метацентрическими (рис. 5, *1*).

Следует отметить что спутничные хромосомы могут отличаться различным типом спутника. В секции *Haplostemon* преобладают виды, в кариотипах которых обнаружены спутничные хромосомы с маленьким шарообразным спутником. Все 3 изученные вида секции *Cepa* тоже имеют спутник такого типа. Из 7 изученных видов секции *Allium* только 2 (*A. brevidens* и *A. turcomanicum*) имеют спутник данного типа. Спутники остальных видов этой секции по величине либо равны короткому плечу хромосомы, либо превышают его.

Приведенные данные по сравнению кариологических особенностей видов лука, относящихся к разным секциям рода, показывают, что секции не являются однородными, однако намечается определенная связь между кариотипическими особенностями и секционной принадлежностью вида. Наиболее однородна секция *Cepa*, об этом говорят данные, полученные также и другими авторами (Levan, 1935; Mensinkai, 1940, и др.).

Выводы

1. Исследованные виды секции *Haplostemon* Boiss. являются как диплоидами с основными числами 8 и 10, так и полиплоидами с основным числом 8.

2. *A. scabrellum* является естественным триплоидом, в меристеме его корней обнаружено 24 хромосомы, в микроспорах число хромосом варьировало от 8 до 14, часто обнаруживались микроядра и фрагменты.

3. *A. caesium* имеет как диплоидные ($2n = 16$), так и тетраплоидные ($2n = 32$) популяции.

4. Секция *Allium* представлена диплоидами и тетраплоидами с $x = 8$.

5. Секция *Cepa* Prokh. представлена только диплоидами с $x = 8$.

6. Виды лука, относящиеся к различным секциям, отличаются по размерам хромосом и по их относительной длине в пределах одного карио-

типа, по степени асимметрии отдельных хромосом и по числу асимметричных хромосом, по морфологии и числу спутничных хромосом.

7. Секции по своим кариологическим особенностям не являются однородными, однако намечается определенная связь между кариологическими особенностями и принадлежностью видов к секциям.

ЛИТЕРАТУРА

Вахтина Л. И. (1964а). Кариотипы 20-хромосомных видов лука — *Allium kujukense* Vved. и *Allium decipiens* Fisch. Цитология, 6, 5 : 577—582. — Вахтина Л. И. (1964б). Числа хромосом некоторых видов лука, распространенных на территории СССР. Бот. журн., 49, 6 : 870—875. — Вахтина Л. И. (1965). Сравнительнокариологическое исследование некоторых видов лука секции *Rhiziridium* Don. Бот. журн., 50, 3 : 387—394. — Вахтина Л. И. (1969). Сравнительнокариологическое исследование некоторых видов лука секции *Molium* Don. Бот. журн., 54, 1 : 143—150. — Введенский А. И. (1936). Род *Allium* L. Флора СССР, IV : 112—280. — Введенский А. И. (1963). Род *Allium* L. Флора Таджикистана, II : 292—361. — Филимонова З. Н. (1959). К онтогенезу и морфологии некоторых видов рода *Allium* L. Автореф. канд. диссерт. — Филимонова З. Н. (1966). К вопросу о морфологии луковицы рода *Allium* L. В кн.: Интродукция и акклиматизация растений, вып. 4 : 91—99. — Bhaskaran S., M. S. Swaminathan. (1960). Metaphase chromosome lenght and DNK content in relation to polyploidy in *Triticum* species. Exptl. Cell Res., 20 (3) : 598—599. — Brat S. Ved. (1965). Genetic systems in *Allium* L. Chromosome variation. Chromosoma, 16 : 486—499. — Eid S. E. (1963). Cytological studies in section *Molium* of the genus *Allium*. Proceed. XI Intern. congr. Genet., Abstr. 1 : 134. — Feinbrun N. (1950). Chromosome counts in Palestinian *Allium* species. Palestine Journ. Bot., 5, 1 : 13—16. — Levan A. (1931). Cytological studies in *Allium*. A preliminary note. Hereditas, 15 : 347—356. — Levan A. (1932). Cytological studies in *Allium*. II. Chromosome morphological contributions. Hereditas, 16 : 257—294. — Levan A. (1935). Cytological studies in *Allium*. VI. The Chromosome morphology of some diploid species of *Allium*. Hereditas, 20 : 289—330. — Mensinkai S. W. (1940). Cytogenetic studies in the genus *Allium*. Journ. Genet., 39, 1 : 1—45. — Ownbey M. a. H. C. Aase. (1956). Cytotaxonomic studies in *Allium*. I. *Allium canadense* alliance. Research. studies of the State College Washington, 23, 4 : 1—106. — Pedersen K. a. P. Wendelbo. (1966). Chromosome number of some SW Asian *Allium* species. Soertrykk av Blyttia, 24 : 307—313. — Szelubsky Rachel. (1950). Caryology and morphology of some palestinian species of *Allium*. Palestine Journ. Bot., 5, 1 : 1—12.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 24 IX 1970).

УДК 581.84 : 581.48 : 582.683.2

В. И. Трифонова

СРАВНИТЕЛЬНОАНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ РОДА *ARABIDOPSIS* HEYNH.

С 2 рисунками

V. I. TRIFONOVA. A COMPARATIVE-ANATOMICAL CHARACTERIZATION OF THE SEED-COAT IN THE GENUS *ARABIDOPSIS* HEYNH.

В статье приводятся данные анатомического анализа семенной кожуры 14 видов рода *Arabidopsis*. Сравнение анатомических срезов показывает, что, несмотря на общий план строения, группы видов и даже отдельные виды хорошо отличаются по форме слизевых выростов, образующихся при смачивании на поверхности клеток наружной эпидермы, и по числу слоев наружного интегумента. На основании этих признаков автор разделяет 14 исследованных видов на 4 группы и делает попытку проследить родственные связи между близкими видами.

Род *Arabidopsis* привлекает все большее внимание генетиков растений, а вид *A. thaliana* (L.) Heynh. стал настоящей «растительной дрозофилой». В связи с этим большое значение приобретает систематика этого рода, до

сих пор еще недостаточно разработанная и заключающая много неясных и спорных вопросов, касающихся определения границ рода и его объема. В комплекс признаков, использующихся для разграничения рода *Arabidopsis* и близких родов, входят: положение зародышевого корешка по отношению к семядолям (род *Arabidopsis* характеризуется спинкокорешковым зародышем, а род *Arabis* — краекорешковым), жилкование створки (одна основная срединная жилка с сетью мелких у рода *Arabidopsis* и 3 хорошо выраженных жилки у рода *Sisymbrium*), расположение и форма медовых железок, строение рыльца, различия по основному хромосомному числу и ряд других признаков. Для разграничения же видов внутри рода используются главным образом менее существенные морфологические отличия, причем большинство этих признаков недостаточно резко выражено и даже использование всего их комплекса не дает точной уверенности в правильности разграничения видов внутри рода. Все это заставило нас искать дополнительные диагностические признаки; с этой целью и было проведено анатомическое исследование семенной кожуры.

В настоящее время имеется лишь несколько работ, касающихся анатомии семенной кожуры сем. *Brassicaceae* (*Cruciferae*). Это прежде всего сводка Нетолицкого (Netolizky, 1926), работы Алявдиной (1926, 1931) и Черногорского (Černohorsky, 1947). Сама по себе спермодерма рода *Arabidopsis* почти не исследовалась, и только в работе Черногорского дается описание строения семени и семенной кожуры *A. thaliana* (L.) Heynh. и *A. arenosa* (L.) Lawalrée, относимого автором к *Arabis arenosa* (L.) Scop. Полученные нами срезы семенной кожуры этих 2 видов полностью соответствуют рисункам и описаниям данного автора.

Материалом для нашего исследования служили семена образцов из гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), из гербария Королевского ботанического сада в Кью (Англия) и из гербария Британского музея. Семена смачивались в растворе глицерина с водой и затем резались на замораживающем микротоме. Срезы заключались в бальзам. С целью сравнения все срезы делались в середине зрелого семени. Рисунки были выполнены на микроскопе МБИ-11 рисовальным аппаратом РА-4. Анатомическое исследование спермодермы проводилось только на 14 из 22 видов, включаемых в настоящее время в род *Arabidopsis*, так как, к сожалению, мы не смогли достать семена *A. minutiflora* (Hook. f. et Thoms.) N. Busch, *A. monachorum* (W. W. Smith) O. E. Schulz, *A. multicaulis* Pamp., *A. russeliana* Jafri и *A. stewartiana* Jafri, и, кроме того, для *A. griffithiana* (Boiss.) N. Busch, *A. lasiocarpa* (Hook f. et Thoms.) O. E. Schulz и *A. mollissima* (C. A. Mey.) N. Busch из-за плохого гербарного материала не удалось получить удовлетворительные препараты.

Из 6 видов, приведенных во флоре СССР, мы не включили в список изучаемых видов *A. verna* (C. Koch) N. Busch, считая правильным отнесение этого вида к роду *Drabopsis* C. Koch.

Зрелое семя *Arabidopsis* продолговатое, цилиндрическое 0.4—0.55× ×0.2—0.3 мм, буро-коричневое, молодые семена светло-зеленые и желтые. Поверхность семени мелкобугристая (при малом увеличении). Борозда, отделяющая корешок от семядолей, хорошо заметна. Зародыш спинкокорешковый. Наружный слой семенной оболочки при смачивании ослизняется. Наружный интегумент состоит из 2—3 слоев. На препаратах поперечных и продольных срезов семени хорошо видны слизевые бесцветные столбики, возвышающиеся над клетками наружной эпидермы в виде усеченных конусов или колонн. Внутренняя эпидерма наружного интегумента представлена одним слоем желто-коричневых клеток, часто очень сжатых, пустых или наполненных содержимым. Иногда также присутствует один слой интегументальной паренхимы. Внутренний интегумент в зрелом семени обычно представлен следующими слоями: наружной эпидермой внутреннего интегумента в виде более крупных горизонтально вытянутых, часто сильно сжатых клеток с буро-коричневым содержимым и внутренней эпидермой, редко заметной, в виде бесцветного слоя сильно сдавленных клеток. Алейроновый слой эндосперма обычно хорошо выражен, клетки его крупные толстостенные, равные или несколько превышающие по длине клетки наружной эпидермы внутреннего интегумента. Иногда между внутренней эпидермой внутреннего интегумента и алейроновым слоем бывает видна кутикула.

Сравнение анатомических срезов семенной кожуры 14 видов *Arabidopsis* показывает, что, несмотря на общий план строения, группы видов и даже некоторые отдельные виды хорошо отличаются друг от друга главным образом по форме слизевых выростов, образующихся при смачивании на поверхности клеток наружной эпидермы наружного интегумента, а также по числу слоев наружного интегумента. Еще в 1931 г. Алявдина обратила внимание на то, что величина и форма слизевых выростов часто носит специфический характер и высказала предположение о возможности использования этого признака в целях систематики.

По форме слизевых выростов наружной эпидермы семенной кожуры 12 видов *Arabidopsis* можно разделить на 4 группы. Два недавно описанных Хеджем вида (*A. eseptata* и *A. gamosepala*) характеризуются особым строением семенной кожуры. Учитывая мнение самого автора об обособленности этих двух видов в роде *Arabidopsis,* мы не включили их ни в одну из групп.

В первую группу входят 3 вида, характеризующиеся слизевыми выростами в виде усеченных, расширенных при основании конусов с перетяжкой и дисковидным утолщением в верхней части; на вершине выростов часто имеются хохолки в виде нитей из остатков слизи. Внутренняя эпидерма наружного интегумента состоит из одного слоя клеток, иногда также присутствует один слой интегументальной паренхимы.

1. *Arabidopsis arenosa* (L.), Lawalrée 1960, Bull. Soc. Roy. Belg. 92 : 242. — *Sisymbrium arenosum* L. 1735, Sp. Pl. 658. — *Arabis arenosa* (L.) Scop. 1772, Fl. Carniol. 2 : 32. — *Cardaminopsis arenosa* (L.) Hayek 1908, Fl. Steiermark 1 : 478.

В отличие от большинства исследованных видов этого рода у *A. arenosa* обычно присутствует один слой интегументальной паренхимы. Слизевые выросты по размеру и форме сходны со слизевыми выростами *A. thaliana.* Семена взяты с гербарного экземпляра, хранящегося в Гербарии БИН (рис. 1, *а*).

Изученный образец: Ленинградская обл., Сосновский район, пос. Мичуринское, близ озера, песчаные лужайки. 7 VII 1957, Т. Егорова (экз. без номера).

2. *Arabidopsis suecica* (Fries) Norrl. 1878, Meddel. Soc. Faun. Fl. fenn. 2 : 12. — *Arabis thaliana* (ssp.) *suecica* Fries 1845, Summa Veget. Scand. 147. — *Cardaminopsis suecica* (Fries) Hiitonen 1933, in synonymy, Suomen Kasvio : 401. — *Hylandra suecica* (Fries) Löve 1961, Sv. Bot. Tidskr. 55, 1 : 215.

Слизевые выросты в виде усеченного конуса, несколько более высокие, чем у *A. thaliana* и *A. arenosa*, и превышают их по длине в 1.5—2 раза, часто с крупным роговидным отростком при основании. Семена брались с гербарного экземпляра, хранящегося в Гербарии БИН (рис. 1, *б*).

Изученный образец: Ленинградская обл., Сосновский район, Сосново. 25 VII 1966, Н. Аверьянова (№ 397).

3. *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. 1842, Fl. Sachs. 1 : 538. — *Arabis thaliana* L. 1753, Sp. Pl. : 665. — *Sisymrium thalianum* J. Gay et Monnard 1826, Ann. Sci. Nat. Bot., ser. VII : 339.

Слизевые выросты меньших размеров, чем у *A. suecica*, с густыми хохолками в виде нитей на вершине. Семена брались с гербарного экземпляра, хранящегося в Гербарии БИН (рис. 1, *в*).

Изученный образец: Гродненская обл., левый берег р. Ошмянки, в 3 км ниже дер. Жупраны, на песчаном береговом уступе. 15 VI 1963, Н. Козловская (экз. без номера).

Вторую группу составляют 4 вида, для которых характерны слизевые выросты семенной кожуры в виде высоких конусов без перетяжки, со столбообразными тупыми вершинами.

4. *Arabidopsis bursifolia* (DC.) Botsch. 1959, Бот. мат. Герб. Бот. инст. АН СССР 19 : 106. — *Nasturtium bursifolium* DC. 1821, Regni vegetab. syst. nat. II : 194. — *Arabis trichopoda* Turcz. 1840, Bull. Soc. nat. Mosc.

13 : 63. — *Arabidopsis trichopoda* Botsch. 1957, Бот. мат. Герб. Бот. инст. АН СССР 18 : 104.

Слизевые выросты эпидермы семенной кожуры в виде высоких конусов с ярко выраженными тупыми, столбообразными вершинами. В отличие от остальных видов, входящих в эту группу, у *A. bursifolia* часто присутствует один слой интегументальной паренхимы. Семена брались с гербарного экземпляра, хранящегося в Гербарии БИН (рис. 1, *г*).

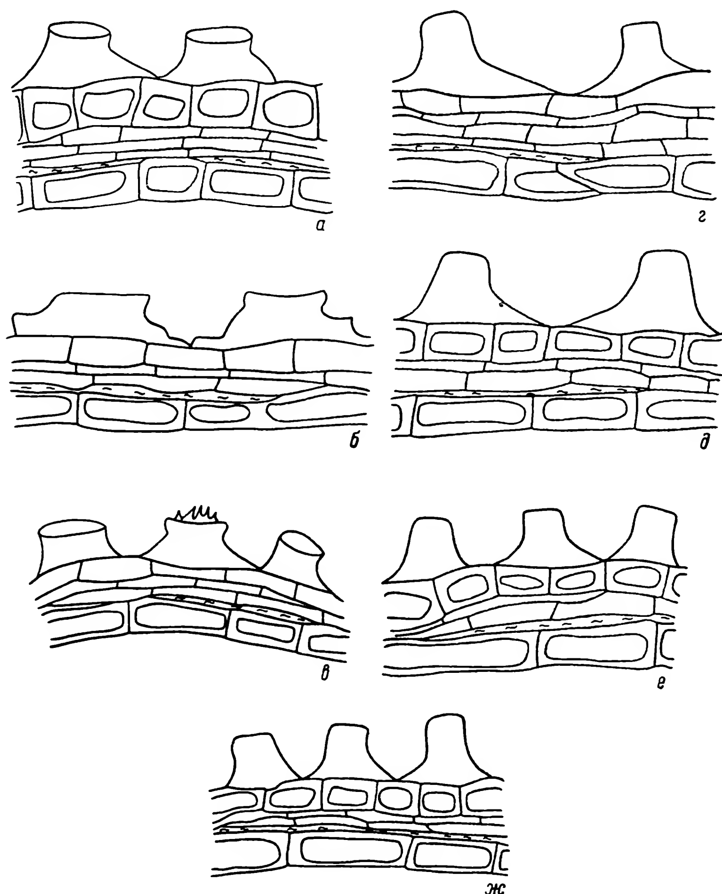


Рис. 1. Строение семенной кожуры зрелого семени видов *Arabidopsis.*

а — *A. arenosa* (L.) Lawalrée; *б* — *A. suecica* (Fries) Norrl.; *в* — *A. thaliana* (L.) Heynh.; *г* — *A. bursifolia* (DC.) Botsch.; *д* — *A. korshinskyi* Botsch.; *е* — *A. parvula* (Schrenk) O. E. Schulz; *ж* — *A. pumila* (Steph.) N. Busch.

Изученный образец: Якутская АССР, окр. г. Якутска, степные склоны, опушка соснового леса, долина р. Лены. 15 VII 1942, М. Караваев (экз. без номера).

5. *Arabidopsis korshinskyi* Botsch. 1965, Нов. сист. высш. раст. Бот. инст. АН СССР, 227. — *Sisymbrium pumilum* Steph. var. *alpina* Korsh. 1898, Bull. Acad. Sci. Pétersb. sér. 5, 9, 5 : 410. — *Arabidopsis pumila* (Steph.) N. Busch var. *alpina* (Korsh.) O. E. Schulz 1924, Pflanzenreich, 86 : 280.

Слизевые выросты эпидермы в виде высоких конусов со столбообразными тупыми вершинами. Семена брались с гербарного экземпляра, хранящегося в Гербарии БИН (рис. 1, *д*).

Изученный образец: Вахан-Ишкамский район, правобережная сторона р. Мау, близ ее слияния с р. Кол-Бай, осоково-элимусовые луга в приматериковой части поймы, выс. 3700 м. 28 VIII 1935, П. Овчинников и К. Афанасьев (экз. без номера).

6. *Arabidopsis parvula* (Schrenk) O. E. Schulz 1924, Pflanzenreich, 86 : 205. — *Diplotaxis? parvula* Schrenk ex Fisch. et C. A. Mey. 1884, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 2 : 199. — *Sisymbrium parvulum* Lipsky 1904, A. H. P. 1 : 25.

Слизевые выросты имеют форму, типичную для видов этой группы. Семена брались с гербарного экземпляра, хранящегося в Гербарии БИН (рис. 1, *е*).

Изученный образец: Или—Прибалхашье, 1842 [Фамилия коллектора отсутствует] (№ 92).

7. *Arabidopsis pumila* (Steph.) N. Busch 1909, Fl. cauc. critica 111, 4 : 457, 465. — *Sisymbrium pumilum* Steph. ex Willd. 1800, Sp. Pl. 111, 1 : 507.

A. pumila имеет промежуточную форму слизевых выростов между слизевыми выростами, характеризующими вторую группу, и столбообразными слизевыми выростами, характерными для видов третьей группы. Внутренняя эпидерма наружного интегумента состоит из одного слоя клеток, а также иногда присутствует один слой интегументальной паренхимы. Семена брались с гербарного экземпляра, хранящегося в Гербарии БИН (рис. 1, *ж*).

Изученный образец: Южный Казахстан, горы Койки-Тау, к с.-з. от кишлака Айвадж, мелкоземистые склоны. 17 V 1960, Т. Егорова и В. Бочанцев (№ 39).

К третьей группе можно отнести растения 4 видов со слизевыми выростами в виде колонн, достигающими 0.15 μ выс.; внутренняя эпидерма наружного интегумента представлена у них одним слоем клеток, иногда присутствует интегументальная паренхима.

8. *Arabidopsis kneuckeri* (Bornm.) O. E. Schulz 1924, Pflanzenreich, 86 : 277. — *Sisymbrium kneuckeri* Bornm. 1903 (1904) in A. Kneucker, Allgem. Bot. Zeitschr., IX : 45.

Семена брались с гербарного экземпляра, любезно предоставленного нам гербарием Королевского Британского музея (рис. 2, *а*).

Изученный образец: Khorosan : 1008. 6 VI 1885 [Фамилия коллектора отсутствует], на этикетке надпись: The only specimen was collected in Gorge above Bezd, at an altitude of about 3000 ft.

9. *Arabidopsis stricta* (Camb.) N. Busch 1909, Fl. cauc. critica 111, 4 : 457. — *Malcolmia stricta* Camb. 1884, Jacquem. voy. Ind. Bot. IV : 16. — *Sisymbrium strictum* Hook. f. et Thoms. 1861, Journ. Proc. Linn. Soc. Bot. V : 161.

Слизевые выросты наружной эпидермы семенной кожуры имеют характерную для этой группы форму. Часто присутствует один слой интегументальной паренхимы. Семена брались с гербарного экземпляра, хранящегося в гербарии Королевского Британского музея (рис. 2, *б*).

Изученный образец: 1880, J. E. T. Aitchison (№ 250).

10. *Arabidopsis toxophylla* (Bieb.) N. Busch 1909, Fl. cauc.-critica 111, 4 : 457, 466. — *Arabis toxophylla* Bieb. 1819, Fl. taur.-cauc. 111 : 448. — *Sisymbrium toxophyllum* C. A. Mey. 1831, in Led. Alt. 111 : 142. — *Stenophragma toxophyllum* Fedtsch. 1910, Fl. Rus. 1 : 478.

Семена брались с гербарного экземпляра, хранящегося в Гербарии БИН (рис. 2, *в*).

Изученный образец: Казахская ССР. Карагандинская обл., р. Талды-Манака, чернополынник в приречной долине. 10 VI 1959, Рачковская (№ 6893).

11. *Arabidopsis wallichii* (Hook. f. et Thoms.) N. Busch 1909, Fl. cauc. critica 111, 4 : 457. — *Sisymbrium wallichii* Hook. f. et Thoms. 1861, Journ. Proc. Linn. Soc. Bot. V : 158.

Слизевые выросты наружной эпидермы семенной оболочки в виде высоких колонн, сходные по форме со слизевыми выростами *A. kneuckeri*. Семена брались с гербарного экземпляра, хранящегося в Гербарии БИН (рис. 2, *г*).

Изученный образец: Ферганская обл., Маргеланск. у., 1/2 версты ниже оз. Куль-Кутбан, среди глыб известняка, 27 V 1913 [Фамилия коллектора отсутствует] (экз. без номера).

К четвертой группе из исследованных нами видов относится лишь один вид, имеющий слизевые выросты эпидермы в виде маленьких колонн, высота которых не превышает 0.1 μ, со слегка расширенным основанием и чуть заметной перетяжкой.

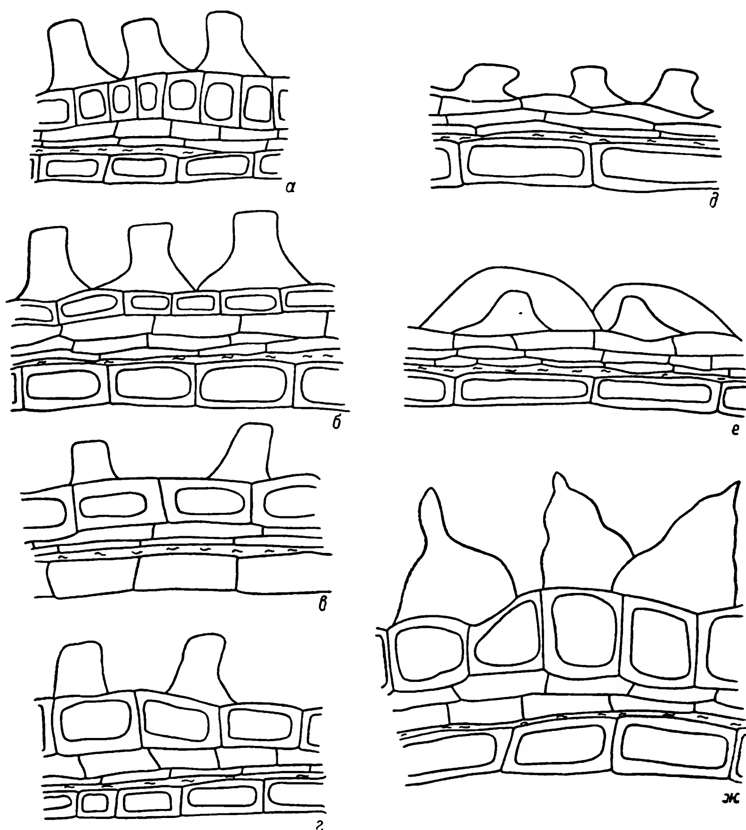


Рис. 2. Строение семенной кожуры зрелого семени видов *Arabidopsis.*

а — *A. kneuckeri* (Bornm.) O. E. Schulz; *б* — *A. stricta* (Camb.) N. Busch; *в* — *A. toxophylla* (Bieb.) N. Busch; *г* — *A. wallichii* (Hook. f. et Thoms.) N. Busch; *д* — *A. himalaica* (Edgew.) O. E. Schulz; *е* — *A. eseptata* Hedge; *ж* — *A. gamosepala* Hedge.

12. *Arabidopsis himalaica* (Edgew.) O. E. Schulz 1924, Pflanzenreich, 86 : 283. — *Arabis himalaica* Edgew. 1846, Transact. Linn. Soc., XX : 31. — *Sisymbrium himalaicum* Hook. et Thoms. 1861, Journ. Proc. Linn. Soc. Bot. V : 160.

Семена брались с гербарного экземпляра, хранящегося в гербарии Королевского Британского музея (рис. 2, *д*).

Изученный образец: India, Chandia valley, Lahul 12 000. 19 VIII 52, T. Graaff (№ 10).

Совершенно особую форму слизевых выростов имеют 2 недавно описанных вида данного рода, они «не укладываются» в намеченные нами 4 анатомо-морфологические группы.

13. *Arabidopsis eseptata* Hedge 1968, in Rech. Fl. Iranica, 57 : 334.

По форме слизевых выростов в виде небольших колонок, не превышающих по высоте 0.1 μ, похож на *A. himalaica*, но резко отличается от последнего, как, кстати, и от всех остальных исследованных нами видов, тем, что при смачивании полностью сохраняет оболочки слизистых кле-

ток наружной эпидермы. Семена брались с гербарного экземпляра, хранящегося в Гербарии Королевского ботанического сада в Кью (рис. 2, *е*).

Изученный образец: Afganistan, Bamian, Band-i-amir sii döst über des mittleren sees, 2850 m., unter unberhängen Eclsen. 31 VIII 1965, Podlech (№ 12164).

14. *Arabidopsis gamosepala* Hedge 1968, Rech. Fl. Iranica, 57 : 334.

Имеет слизевые выросты оригинальной формы, отличающиеся большими размерами (до 0.3 μ). Семена брались с гербарного экземпляра, хранящегося в Гербарии Королевского ботанического сада в Кью (рис. 2, *ж*).

Изученный образец: Anjuman, 3100 m. 14 VIII 1965, Podlech. (№ 12379).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ И ГРУПП ВИДОВ РОДА *ARABIDOPSIS* ПО НАРУЖНОМУ ИНТЕГУМЕНТУ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ

1. Семя, ослизняющееся при смачивании.
    2. Слизевые выросты наружной эпидермы наружного интегумента в виде конусов с перетяжкой, усеченных в нижней части или в верхней, и тогда со столбообразными вершинами.
        3. Слизевые выросты в виде усеченных конусов, расширенных при основании, с перетяжкой и дискоидальным утолщением в верхней части.
            4. Слизевые выросты часто с роговидным отростком при основании. Размеры конуса 0.33 μ×0.11μ . . . . 2. *A. suecica* (Fries) Norrl.
            4. Слизевые выросты без роговидного отростка при основании. Размеры конуса 0.2 μ×0.09 μ.
                5. Почти всегда присутствует один слой интегументальной паренхимы . . . . 3. *A. thaliana* (L.) Heynh.
                5. Интегументальная паренхима не наблюдается . . . . 1. *A. arenosa* (L.) Lawalrée.
        3. Слизевые выросты в виде высоких конусов со столбообразными вершинами.
            6. Почти всегда присутствует один слой интегументальной паренхимы . . . . 4. *A. bursifolia* (DC.) Botsch.
            6. Интергументальная паренхима не наблюдалась . . . . 5. *A. korshinskyi* Botsch.
            . . 6. *A. parvula* (Schrenk) O. E. Schulz.
            . . . . 7. *A. pumila* (Steph. ex Willd.) N. Busch.
    2. Слизевые выросты в виде колонн или другой формы.
        7. Слизевые выросты в виде колонн.
            8. Слизевые выросты в виде колонн, достигающих 0.15 μ высоты.
                9. Почти всегда присутствует один слой интегументальной паренхимы . . . . 9. *A. stricta* (Camb.) N. Busch.
                9. Интегументальная паренхима не наблюдается . . . . . 8. *A. kneuckeri* (Bornm.) O. E. Schulz.
                . . . 10. *A. toxophylla* (Bieb.) N. Busch.
                . . 11. *A. wallichii* (Hook. f. et Thoms.) N. Busch.
            8. Слизевые выросты в виде колоннок, не превышающих в высоту 0.1 μ, со слегка расширенным основанием . . . 12. *A. himalaica* (Edgew.) O. E. Schulz.
        7. Слизевые выросты в виде грушевидной формы, крупные, достигающие 0.3 μ высоты . . . . 13. *A. gamosepala* Hedge.
1. Семя при смачивании не ослизняется . . . 14. *A. eseptata* Hedge.

При анатомическом анализе семенной кожуры ряда видов рода *Arabidopsis* бросаются в глаза следующие особенности строения.

1. Тип рода — *A. thaliana* обладает оригинальной формы слизевыми выростами наружной эпидермы семенной кожуры, не характерной для большинства исследованных видов рода. Только 2 вида имеют сходной формы слизевые выросты, это *A. arenosa* и *A. suecica*, причем сходство в строении семенной кожуры у *A. thaliana* и *A. arenosa* так велико, что визуально они трудно различимы. Наблюдаемое нами различие заключалось в наличии у *A. arenosa* (или отсутствии у *A. thaliana*) слоя интегументальной паренхимы. Насколько весо́м этот признак, трудно судить, так как количество наблюдаемых слоев наружного интегумента, вероятно, может зависеть от степени зрелости семени, а вероятность их наблюдения — от степени сжатия слоев. Такое удивительное сходство этих 2 видов, как нам кажется, еще раз подчеркивает их близкое родство и правильность отнесения Лавалри (Lawalrée, 1960) *Cardaminopsis arenosa* к роду *Arabidopsis*. Систематическое положение *Arabidopsis suecica* достаточно запутано: так, Хиитонен (Hiitonen, 1933) отнес *A. suecica* к роду *Cardaminopsis,* в синонимы, затем Хиландер (Hylander, 1957) предположил, что *Cardaminopsis suecica* является амфидиплоидом между *Arabidopsis thaliana* и *Cardaminopsis arenosa.* В соответствии с этим Лёве (Löve) в 1961 г. выделил *Arabidopsis suecica* в самостоятельный монотипный род *Hylandra.* Этот вид (род) занимает промежуточное положение между *A. thaliana* и *A. arenosa* не только по внешним морфологическим признакам, но и по строению семенной кожуры.

2. Два близкородственных вида исследуемого рода (*A. korshinskyi* и *A. pumila*) имеют слизевые выросты наружной эпидермы семенной кожуры сходной формы, в виде высоких конусов со столбообразными вершинами.

3. Подобная картина наблюдается и у 2 других родственных видов: *A. wallichii* и *A. kneuckeri.* Оба имеют слизевые выросты в виде колонн, достигающих 0.15 μ в высоту.

4. Что касается *A. eseptata*, то наши исследования подтвердили указание Хеджа о наличие у этого вида неослизняющихся семян.

5. *A. gamosepala* характеризуется особым строением семенной кожуры, что подчеркивает еще раз его обособленное положение в роде *Arabidopsis.*

В заключение приношу благодарность научному руководителю темы А. Л. Тахтаджяну, а также В. П. Бочанцеву и А. П. Меликяну за консультации и ценные указания.

ЛИТЕРАТУРА

Алявдина А. А. (1926). Таблица для определения плодов и семян сорных и культурных видов *Cruciferae* европейской части СССР, в частности Ц.Ч.О. Бюлл. Воронежск. общ. естествоиспыт., 1. — Алявдина А. А. (1931). Значение анатомии плодов и семян для систематики сем. *Cruciferae.* Журн. Русск. бот. общ., 16. — Černohorsky Z. (1947). Graines des Cruciferes de Bohême. Opera Bot. Čech., V. — Esau K. (1953). Plant anatomy. — Hiitonen I. (1933). Suomen kasvio. — Hiitonen I. (1934). Suomen putkilokasvit. — Hylander N. (1957). *Cardaminopsis suecica* (Fries) Hiit., a northern amphidiploid species. Bull. Jard. Bot. Brux., 27, 4. — Lawalrée A. (1960). Quelques Phanerogames des départements Français des Ardennes et de la Meuse. Bull. Soc. Roy. Belg., 92. — Löve A. (1961). Hylandra — a new genus of *Cruciferae.* Sv. Bot. Tidskr., 55. — Netolizky F. (1926). Anatomie der Angiospermen-Samen.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 14 XII 1970).

УДК 582.669 (575.4)

А. С. Мищенко

НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ ТУРКМЕНИИ ВИД — *ACANTHOPHYLLUM MUCRONATUM* C. A. MEY.

A. S. MISHCHENKO. *ACANTHOPHYLLUM MUCRONATUM* C. A. MEY., A SPECIES NEW FOR THE FLORA OF TURKMENIA

В сообщении указывается на нахождение в Копетдаге нового для флоры Туркмении вида — *Acanthophyllum mucronatum* C. A. Mey., ранее известного из южного Закавказья и северного Ирана.

В ряде флористических работ (Boissier, 1867; «Флора СССР», 1936; Гроссгейм, 1945, 1949; «Флора Азербайджана», 1952; «Флора Армении», 1956) колючелистник остроконечный *Acanthophyllum mucronatum* C. A. Mey. указывается на территории СССР только для южного и юго-восточного Закавказья и Талыша, а за пределами СССР — для северного Ирана. Во «Флоре Туркмении» (1948) и в работе В. В. Никитина (1965) этот вид колючелистника для территории Туркмении не отмечен, отсутствует он также в гербарии Института ботаники АН Туркменской ССР. Однако М. Голенкин (Golenkin, 1893) отмечает наличие этого растения для южного Копетдага (сборы Антонова). О. А. Федченко и Б. А. Федченко (1906) также приводят этот вид для Копетдага (сборы Синтениса). При просмотре растений, хранящихся в Среднеазиатском секторе Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) были обнаружены и другие сборы этого вида из Копетдага: Г. К. Минкевича, 1885 г.; П. Синтениса, 14 V 1900; Д. Букинича, 23 VI 1924.

В 1968—1970 гг., при изучении видов рода *Acanthophyllum* центрального Копетдага, *A. mucronatum* был собран нами в следующих пунктах: в ущ. Хыз, 7 VI 1968; Ипай-Кала, 12 VIII 1969; по дороге на гору Тогарев 30 IX 1969 и на гору Арваз 2 X 1969 (Бахарденский район); у дороги Геок-Тепе—Гермаб 28 V 1969; у родн. Шаходжа 31 V 1969 и в урочище Карагач 19 VI и 25 IX 1969 (Геок-Тепинский район); около Чули 20 X 1969 (Ашхабадский район). Возможно, что ареал этого вида в центральном Копетдаге значительно шире, что, вероятно, подтвердят дальнейшие исследования.

Собранный нами материал из Копетдага был сличен с типом *A. mucronatum* C. A. Mey., хранящимся в Кавказском секторе Гербария БИНа, собранным 22 VI 1830 К. А. Мейером (C. A. Meyer) в районе Зуванта, и никаких отличий от типа не обнаружено.

Нахождение нового для флоры Туркмении вида колючелистника подтверждает выводы М. Г. Попова (1958) о том, что Копетдаг является границей для распространения в восточном направлении многих типично иранских видов и форм; это Попов объясняет с экологических позиций, полагая что Копетдаг как горная система теснейшим образом орографически связан с иранской горной страной, так что миграция на восток иранских или переднеазиатских нагорных ксерофитов (к которым относится и данный вид) не встречает никаких препятствий вплоть до Копетдага.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. (1945). Флора Кавказа, 2. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. — Никитин В. В. (1965). Иллюстрированный определитель растений окрестностей Ашхабада. — Попов М. Г. (1958). Географо-морфологический метод систематики. Избранные сочинения. — Федченко О. А. и Б. А. Федченко. (1906). Conspectus Florae Turkestanicae. — Флора Азербайджана. (1952). 2. — Флора Армении. (1956). 2. — Флора СССР. (1936). 6. — Флора Туркмении. (1948). 3. — Boissier E. (1867). Flora orientalis, I. — Golenkin M. (1893). Verzeichnis der Arten der Gattung *Acanthophyllum* C. A. Meyer. Тр. СПб. бот. сада, 13.

Институт ботаники
Академии наук
Туркменской ССР,
Ашхабад.

(Получено 4 VII 1970).

УДК 582.883.4

Ф. С. Пилипенко

ЧТО ТАКОЕ *EUCALYPTUS UNIALATA* BAKER ET SMITH?

С 6 рисунками

F. S. PILIPENKO. WHAT IS *EUCALYPTUS UNIALATA* BAKER ET SMITH?

Излагаются результаты экспериментальной проверки вопроса о видовой самостоятельности и систематическом положении *Eucalyptus unialata* Baker et Smith.

В 1912 г. Бекер и Смит (Baker a. Smith, 1912) описали новый вид эвкалипта из Тасмании под названием *E. unialata* Baker et Smith. Согласно их описанию, это дерево до 12 м выс. с гладкой белой корой ствола, растрескивающейся и грубой у его основания. Юношеские побеги 4-гранные, взрослые вначале угловатые. Юношеские листья расположены супротивно, взрослые — очередно; первые — сидячие, яйцевидные, сердцевидные или ланцетные, до 7.5 см дл. и 3.5 см шир., заостренные, сизые; вторые — черешковые, ланцетные, часто серповидно изогнутые, до 23 см дл. и 2.5 см шир., почти кожистые, сверху блестящие, темно-зеленые; краевая жилка несколько удалена от края пластинки; жилкование отчетливое, боковые жилки отходят от средней под острым углом. Зонтики пазушные, 3-цветковые, ножка зонтика короткая, 6 мм дл., толстая. Бутоны сидячие или почти сидячие, эллиптические, 1.5 см дл., 1 см шир.; трубка цветоноса сжатая, граненая; крышечка коническая. Плоды полушаровидные, до 1 см выс., 1.2 см в диаметре, с одним отчетливо выделяющимся ребром, выпуклым диском в виде валика и выдвинутыми створками (рис. 1). По форме эти плоды сходны с плодами *E. muelleri* или *E. baeuerleni.*

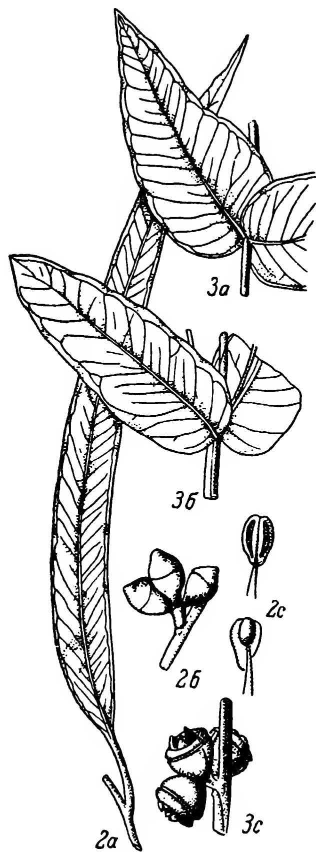


Рис. 1. *Eucalyptus unialata* Baker et Smith.

3а, *3б* — юношеские листья, *2а* — взрослый лист, *2б* — бутоны, *2с* — пыльники, *3с* — плоды. (По Мэйдену, 1922).

В диком состоянии этот эвкалипт известен в Тасмании, где растет на горе Нельсон отдельно стоящими деревьями.

В примечании Бекер и Смит отмечают, что Ф. Мюллер рассматривал описанный ими эвкалипт как одну из форм *E. globulus* Labill., а Мэйден — как форму *E. maideni* F. Muell. Однако значительно раньше Бекера и Смита тождественную форму эвкалипта описал Родвей (Rodway, 1903) под названием *E. viminalis* var. *macrocarpa* Rodway. При этом он отметил, что в Тасмании она встречается в насаждениях *E. viminalis* Labill., растущих совместо с *E. globulus* Labill.

Мэйден (Maiden, 1912, — цит. по: Maiden, 1922 : 9) после просмотра гербарных образцов Родвея вначале высказал мнение, что указанная выше форма тождественна *E. maideni* F. Muell. Но впоследствии, изучив сеянцы этой формы, одна часть из которых была сходна с *E. viminalis*, другая — с *E. globulus*, а третья имела промежуточный характер, Мэйден (1905, — цит. по: Maiden, 1922 : 9) изменил свое первоначальное мнение, предположив, что *E. viminalis* var. *macrocarpa* является естественным гибридом между указанными видами. В 1918 г.,

ТАБЛИЦА 1

Морфологическая характеристика видов *Eucalyptus*

Объект описания		*E. macarthuri*	*E. viminalis*	*E. globulus*
Побеги юношеские		Цилиндрические	Цилиндрические	4-гранные
Кора		Грубая	Гладкая	Гладкая
Листья	юношеские	Во многих супротивных парах, сидячие, от узко- до широколанцетных, 2.5—8.5 × 1—4.5 см, бледно-зеленые или сизоватые	Во многих супротивных парах сидячие, от узко- до широколанцетных, 5—10 × 1.5—3 см, зеленые	Во многих супротивных парах, сидячие, от яйцевидных до широколанцетных, 10—16 × 4—9 см, у основания сердцевидные, сизые
	взрослые	Очередные, на черешках, узколанцетные, 9—13 × × 1—1 см, темно-зеленые	Очередные, на черешках, ланцетные или широколанцетные, 10—18 × 1.5—2 см, зеленые	Очередные, на черешках, ланцетные, серповидно изогнутые, 10—30 × 3—4 см, темно-блестяще-зеленые
Соцветия	зонтики	Пазушные (3) 7-цветковые	Пазушные, 3-цветковые	Пазушные, 1—3-цветковые
	ножка	Цилиндрическая, 5—12 мм дл.	Цилиндрическая, 3—6 мм дл.	Нет или очень короткая
	бутоны	Яйцевидные, 5 × × 4 мм	От яйцевидных до цилиндрических, 7 × 5 мм	Кубарчатые, 4-гранные, 30 × 20 мм, бугорчатые, гладкие
	крышечка	Коническая	От полушаровидной до конической	Колпаковидная, бугорчатая
Плоды		На ножках, полушаровидные или почти шаровидные, 5 × 6 мм	Сидячие или на коротких черешках, шаровидные или кубарчатые, 5—6 × 6—7 мм	Сидячие, сжатошаровидные или широко кубарчатые, 10—15 × 15—30 мм, с 4 ребрами
	диск	Маленький, слабо заметный	Выпуклый	Большой, выпуклый в виде валика
	створки	Коротко выдвинутые	Выдвинутые	Сильные

ТАБЛИЦА 2

Морфологическая характеристика гибридов *Eucalyptus*

Объект описания		*E. macarthuri* × *E. viminalis*	(*E. macarthuri* × *E. viminalis*) × *E. globulus*	× *E. unialata*
Побеги юношеские		Цилиндрические	4-гранные	4-гранные
Кора		Грубая	Гладкая, у основания ствола грубая	Гладкая, у основания ствола грубая
Листья	юношеские	Во многих супротивных парах, сидячие от узко- до широколанцетных, 3—9 × 1.5—4 см, бледно-зеленые или сизоватые	Во многих супротивных парах, сидячие, от яйцевидных до широколанцетных, у основания сердцевидные, 7—10 × 2.5—4 см, сизые	Во многих супротивных парах, сидячие, яйцевидные, сердцевидные или ланцетные, 5—7.5 × × 1.5—3.5 см, сизые
	взрослые	Очередные, на черешках, ланцетные, 10—15 × 1.5 см, зеленые или темно-зеленые	Очередные, на черешках, ланцетные, 8—25 × 1.5—3 см, темно-зеленые	Очередные, на черешках, ланцетные, 10—23 × 1.5—2.5 см, темно-зеленые

Объект описания		*E. macarthuri* × *E. viminalis*	(*E. macarthuri* × *E. viminalis*) × *E. globulus*	× *E. unialata*
Соцветия	зонтики	Пазушные (3) 7-цветковые	Пазушные, 3-цветковые	Пазушные, 3-цветковые
	ножка	Цилиндрическая	Сжатая, 10×4 мм	Сжатая, 10×4 мм
	бутоны	Яйцевидные, 6×5 мм	Эллиптические, сидячие или на укороченных ножках, 10—13×5 мм, гладкие, зеленые или сизые	Эллиптические, сидячие или на укороченных ножках, 10—15 мм, гладкие, зеленые или сизые
	крышечка	Коническая	Широко коническая, гладкая	Широко коническая, гладкая
Плоды		На ножках, почти шаровидные, 6×7 мм	Сидячие или на коротких ножках, кубарчатые или полушаровидные, 8—10×12—10 мм, с 1 ребром	Сидячие, кубарчатые или полушаровидные, 11—13×14 мм, с 1 ребром
	диск	Заметный, слабо выпуклый	Выпуклый	Выпуклый
	створки	Выдвинутые	Выдвинутые	Выдвинутые

после посещения Тасмании и изучения на месте данной формы, Мэйден (1918, — цит. по: Maiden, 1922 : 10) окончательно убедился, что она гибридной природы и вместе с тем тождественна *E. unialata*. В то же время он высказал мнение, что морфологически сходные с последним видом *E.×antipolitensis* Trabut и *E.×bourlieri* Trabut — также гибриды одних и тех же родителей и по существу являются одним сложным гибридом. Однако в одной из последних работ Мэйден (1929) пришел к заключению, что указанные выше три «вида» эвкалипта, хотя и близки друг к другу, но, как морфологически различающиеся, должны быть выделены в самостоятельные виды гибридного происхождения. В Тасмании, согласно его данным, существуют две формы *E. unialata*, одна из которых близка к *E.×bourlieri*, другая — к *E.×antipolitensis*.



Рис. 2. Сложный гибрид (*Eucalyptus macarthuri* Deane et Maiden×*E. viminalis* Labill.)×*E. globulus* Labill.

1 — ветка с юношескими листьями, 2 — ветка со взрослыми листьями и бутонами, 3 — ветка со взрослым листом и плодами.

Точку зрения Мэйдена о гибридной природе *E. unialata* в последствии разделили Блекли (Blakely, 1934), Бретт (Brett, 1938), Прайор ((Pryor, 1950) и др.

Однако отмеченная выше точка зрения Мэйдена до последнего времени экспериментально еще не была проверена. В литературе, насколько нам известно, имеется лишъ указание Прайора (1956), что Бретт, согласно его устному сообщению, проводил реципрокные скрещивания *E. viminalis* с *E. globulus*, но безуспешно, по причине, как он предполагает, неспособности пыльцевой трубки последнего вида при про-

растании достигнуть зародышевого мешка другого вида. Можно думать, что указанный автор проводил и прямые скрещивания, т. е. опылял цветки *E. viminalis* пыльцой *E. globulus*. Возникновение естественных гибридов в окрестностях Рима в результате такого скрещивания отмечает Джиордано (Giordano, 1960). Эти гибриды, однако, были сходны с *E.×antipolitensis*.

В своих исследованиях мы не ставили перед собой цели экспериментально проверить природу *E. unialata*, а ограничились лишь изучением его семенного потомства. Последнее состояло из тех же типов растений, которые в свое время наблюдал Мэйден: довольно сходных с *E. viminalis*, *E. globulus* и *E. unialata* и промежуточных между последним и первыми двумя видами. Эти данные также подтверждали мнение о гибридном происхождении *E. unialata*.



Рис. 3. *Eucalyptus macarthuri* Deane et Maiden.

1, 2 — юношеские листья, 3 — ветка со взрослыми листьями и бутонами, 4 — отдельно два зонтика с частью раскрывшихся цветков, 5 — пыльники (спинной и передней стороны), 6 — плоды.

В 1947 г. и в последующие годы на Всесоюзной селекционной станции влажно-субтропических культур в Сухуми (ныне опытная станция ВИР) нами проводилась гибридизация эвкалиптов. Наряду с другими комбинациями были получены сложные гибриды между межвидовым гибридом *E. macarthuri* Deane et Maid.×*E. viminalis* Labill. (мать) и *E. globulus*. Характеристики гибридов и их родителей приведены в табл. 1 и 2.

Потомство гибридов первого поколения указанной комбинации было неоднородным. Морфологически анализом растений в одно- и двухлетнем возрасте были установлены следующие гибридные типы: *E. macarthuri*×*E. globulus*, *E. viminalis*×*E. globulus* и *E. macarthuri*×*E. viminalis*×*E. globulus*.

Из отмеченных гибридных типов до состояния цветения и плодоношения развилась только одна комбинация типа гибрида *E. viminalis*×*E. globulus*, остальные в разное время погибли. Сохранившиеся гибридные растения впервые образовали бутоны в 1952 г., на следующий год цвели, а еще через год у них созрели плоды. Некоторая часть из этих гибридов имела большое сходство с *E. unialata*, описанным Бекером и Смитом. Они отличались большой силой роста. Это деревья с прямым стволом, достигшие за 10 лет 27.5 м высоты при диаметре ствола 55 см. Кора в нижней части ствола грубая, бороздчатая, в верхней — гладкая, мучнисто-серая. Юношеские и взрослые листья по расположению, форме и окраске были сходны с листьями *E. unialata*; бутоны и плоды также имели сходное строение, но по размерам были несколько меньше, а ножка зонтика почти в 2 раза более длинная (табл. 2, рис. 2). В целом у полученных гибридов проявились в той или иной степени признаки как *E. globulus*, так и *E. viminalis*. Они отличались несколько более высокой морозоустойчивостью по сравнению с *E. unialata* и *E. globulus*, но меньшей, чем у двух других родителей, являющихся более зимостойкими видами; в суровую зиму

1963/64 гг. (абсолютный минимум —9.5°) у них вымерзли вершина ствола и бо́льшая часть ветвей кроны. *E. macarthuri* и *E. viminalis* (рис. 3) имели при этом минимуме температуры лишь частичное повреждение листьев.

Следовательно, в результате скрещивания межвидового гибрида *E. macarthuri*×*E. viminalis* (рис. 4) с *E. globulus* получен сложный гибрид, который по морфологическим признакам и биологическим особенностям весьма сходен с *E. unialata* (табл. 1 и 2). Отметим, что в ареале этого последнего вида такой сложный естественный гибрид не может возникнуть, ибо один из его родителей — *E. macarthuri* в Тасмании дико не произрастает.

Отмеченный факт, однако, интересен в другом отношении. Как указывалось выше, материнским растением данной формы был межвидовой



Рис. 4. Межвидовой гибрид *Eucalyptus macarthuri* Deane et Maid.×*E. viminalis* Labill.

1 — ветка с юношескими листьями, *2* — ветка со взрослыми листьями, *3* — ветка с бутонами, *4* — ветка с плодами.

гибрид *E. macarthuri*×*E. viminalis*, у которого во все онтогенетические периоды жизни доминируют признаки *E. macarthuri*. Вместе с тем при опылении этого гибрида пыльцой третьего вида — *E. globulus* возникают гибриды, у части потомства которых морфологические признаки *E. macarthuri* не проявляются, а другая часть их потомства получилась как бы в результате прямого скрещивания *E. viminalis* (рис. 5) и *E. globulus* (рис. 6). Это объясняется тем, что сложные гибриды эвкалиптов, как нами установлено, уже в первом поколении расщепляются, причем в потомстве появляются гибриды не только сочетающие морфологические признаки всех видов, принимавших участие в их создании, но также гибриды между двумя какими-либо видами во всех возможных комбинациях. Но в связи с этим возникает вопрос — сохраняются ли у сложных гибридов эвкалиптов в рецессивном состоянии признаки одного или нескольких родителей, если они в первом поколении фенотипически не проявляются? Достоверно ответить на этот вопрос до специального изучения потомства второго поколения пока трудно. Правда, во втором поколении гибрида (*E. macarthuri*×*E. viminalis*) ×*E. globulus* от свободного опыления, в котором проявлены лишь признаки двух последних видов, мы наблюдали гибриды в состоянии сеянцев с признаками *E. macarthuri*. Но при этом не исключено, что пыльца последнего вида могла участвовать в опылении такого гибрида.



Рис. 5. *Eucalyptus viminalis* Labill.

1 — **ветка с юношескими листьями,** *2а* — **ветка со взрослыми листьями и бутонами,** *2б* — **бутоны,** *3а* — **ветка со взрослыми листьями и плодами,** *3б* — **плоды.**



Рис. 6. *Eucalyptus globulus* Labill.

1 — **ветка с юношескими листьями,** *2а* — **ветка со взрослыми листьями и бутонами,** *2б* — **бутон до раскрытия и после отцветания,** *3* — **плод.**

Итак, в результате скрещивания гибрида *E. macarthuri*×*E. viminalis* с *E. globulus* получена гибридная форма, в которой проявлены признаки лишь двух последних видов. Следовательно, весьма сходную или почти тождественную гибридную форму эвкалипта можно получить, если скрестить только *E. viminalis* с *E. globulus*. Большое сходство по морфологическим признакам и биологическим особенностям полученной нами гибридной формы эвкалипта с *E. unialata* дает основание считать, что последний является не самостоятельным видом, а гибридом F_1 между *E. viminalis* и *E. globulus*. Встречающиеся в ареале *E. unialata* уклоненные от него формы можно рассматривать как результат расщепления этого гибрида. Таким образом, мы вправе считать, что экспериментально доказана гибридная природа *E. unialata* и тем самым подтверждена точка зрения Мэйдена по данному вопросу. Но принимая во внимание, что данная гибридная форма неконстантная, ее невозможно признать за самостоятельный вид, а нужно рассматривать только как межвидовой гибрид первого поколения. Собственно так и поступает Кертис (Curtis, 1956) в последней сводной работе о флоре Тасмании.

ЛИТЕРАТУРА

Пилипенко Ф. С. (1960). Эвкалипт. Деревья и кустарники СССР, V:71. — Baker R. T. a. H. G. Smith. (1912). A research of the *Eucalyptus* of Tasmania and their essential oils. Pap. a. Proc. Roy. Soc. Tasmania: 176. — Baker R. T. a. H. G. Smith. (1920). A research on the *Eucalyptus* especially in regard to their essential oils. — Blakely W. F. (1934). A key to the *Eucalyptus*: 155. — Brett R. G. (1938). A survey of *Eucalyptus* species in Tasmania. Pap. a. Proc. Roy. Soc. Tasmania for 1937. — Curtis W. M. (1956). The student's flora of Tasmania. I: 210. — Giordano E. (1960). Osservazioni su alcuni ibridi di *Eucalyptus viminalis*×*E. globulus*. Pubblic. centro speriment. Argic. Forest., IV Roma: 45—52. — Maiden J. H. (1922). A critical revision of the genus Eucalyptus, VI, 1 (51): 8—11. — Maiden J. H. (1929). Notes on supposed hybrids. Crit. Revis. Gen. Eucal., VII (2): 105—106. — Pryor L. D. 1950. A hybrid Eucalyptus. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales., 75 (1—2). Pryor L. D. (1956). An F_1 hybrid between *Eucalyptus pulverulenta* and *E. caesia*. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 81 (2). — Rodway L. (1903). The Tasmania Flora.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 XI 1966).

УДК 581.9(571.512)

Н. С. Водопьянова, А. А. Киселева, Л. И. Малышев и Ю. Н. Петроченко

РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ С ГОР ПУТОРАНЫ. I

N. S. VODOPJYANOVA, A. A. KISELIOVA, L. I. MALYSHEV AND YU. N. PETROCHENKO. RARE PLANTS FROM THE PUTORANA MTS. I

Авторы работали в 1968 и 1969 гг. в различных районах Путоранского плато (Эвенкийский и Долгано-Ненецкий национальные округа). При обработке гербария выявлено 66 редких или ранее не отмечавшихся на этой территории видов, список их приводится в статье; указываются особенности ареала и ближайшие местонахождения. Выявлены растения, изолированно встречающиеся на Путоране или находящие здесь крайние пределы своего распространения. Некоторые растения — облигатные кальцефилы, собранные на северо-востоке Путораны в районе поверхностного залегания известняков.

В экспедициях 1968 и 1969 гг. нам удалось посетить различные районы Путоранского плато. Обработка собранного гербария сосудистых растений дала много интересного: уточнены ареалы редких растений, прослежены границы распространения видов, имеющих на Путоране крайние западные, северо-западные, северные или восточные пределы распростра-

нения. Публикуем список редких или мало известных для Путораны растений; большая часть видов этого списка приводится для Путораны впервые (они отмечены в тексте звездочкой).

Woodsia alpina (Bolton) Gray. Аркто-альпийский вид с недостаточно изученным общим распространением.

Оз. Някшингда, 1968, Н. Водопьянова, С. Андрулайтис, № 70а; оз. Ядун, 1968, они же, № 1970; оз. Аян (средняя часть вост. побережья), 1969, Н. Водопьянова, В. Парыгин, П. Курочка, № 251.

* *Cystopteris dickieana* Sims. Ареал вида до сих пор неясен в связи с тем, что ряд исследователей не отличает это растение от *C. filix-fragilis* (L.) Borbas. На Путоране он довольно обычен.

Оз. Анама (южн. побережье), 1968, Н. Водопьянова, С. Андрулайтис, №№ 579а, 580а; оз. Някшингда, 1968, они же, № 1375; оз. Ядун, 1968, они же, № 72а; оз. Капчук, 1969, Н. Водопьянова, № 413; оз. Аян (средняя часть вост. побережья), 1969, она же, №№ 249, 255; оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, она же, №№ 249, 255; оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, Л. Малышев, А. Киселева, № 1162; оз. Хантайское (средняя часть южн. побережья), 1969, Л. Малышев, С. Андрулайтис, № 923; оз. Дюпкун-Курейский (сев.-вост. побережье), 1969, Ю. Петроченко, № 1443; оз. Сиркюарвит, 1969, Н. Водопьянова, № 746; оз. Дарима, 1968, 1969, она же, №№ 71а, 1031.

* *Lycopodium alpinum* L. Находится на Путоране у восточной границы распространения в пределах северной части Сибири; наши пункты сбора уточняют границу ареала.

Оз. Дюпкун-Курейский (юго-вост. побережье), 1969, Ю. Петроченко, №№ 1242, 1271; оз. Някшингда, 1968, Н. Водопьянова, С. Андрулайтис, № 1435, оз. Ядун, 1968, они же, № 1934; оз. Капчук, 1969, Н. Водопьянова, № 459; оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, А. Толмачев, Л. Малышев, А. Киселева, С. Андрулайтис, №№ 552, 564, 844.

* *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Loeve. Подобно *Lycopodium alpinum* L. достигает на Путоране восточного предела распространения в пределах Сибирского севера.

Оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, А. Толмачев, Л. Малышев, А. Киселева, С. Андрулайтис, №№ 546, 641.

* *Ptilagrostis mongholica* (Turcz.) Griseb. Находится на Путоране у крайнего северо-западного предела распространения, встречается лишь на карбонатных субстратах.

Оз. Дарима, 1968, 1969, Н. Водопьянова, №№ 160, 1151, 1157.

* *Phleum commutatum* Gaud. Нахождение на Путоране изолированное. Ближайшие участки ареала находятся на Полярном Урале и в горах Южной Сибири.

Оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, А. Толмачев, Л. Малышев, А. Киселева, С. Андрулайтис, №№ 508, 708, 1057.

* *Limnas stelleri* Trin. Свойствен сухим боровым местам таежной и лесостепной зоны. На Путоране достигает крайнего северного предела распространения.

Оз. Дарима, 1968, 1969, Н. Водопьянова, №№ 161а, 1898.

* *Calamagrostis purpurascens* R. Br. Вид достигает на Путоране северо-западного предела распространения.

Оз. Дюпкун-Курейский (юго-вост. побережье), 1969, Ю. Петроченко, № 1232; оз. Анама (южн. побережье), 1968, Н. Водопьянова, С. Андрулайтис, №№ 617а, 618а; оз. Капчук, 1969, Н. Водопьянова, № 593; оз. Аян (средняя часть вост. побережья), 1969, Н. Водопьянова, №№ 76, 277; оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, Л. Малышев, №№ 833, 1082, 1160, 11600; оз. Хантайское (вост. побережье), 1969, А. Киселева, С. Андрулайтис, № 3153; оз. Хантайское (средняя часть южн. побережья), 1969, Л. Малышев, С. Андрулайтис, № 943; оз. Дарима, 1969, Н. Водопьянова, № 788.

* *Trisetum altaicum* (Steph.) Roshev. Свойствен влажным высокогорьям Южной Сибири. Нахождение на Путоране изолированное, по всей вероятности реликтовое.

Оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, А. Толмачев, Л. Малышев, А. Киселева, С. Андрулайтис, № 700.

* *Poa bryophila* Trin. Арктический азиатский вид с мало выясненным общим распространением.

Оз. Аян (средняя часть вост. побережья), 1969, Н. Водопьянова, № 780; оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, Л. Малышев, А. Киселева, № 789; оз. Хантайское (вост. побережье), 1969, А. Киселева, С. Андрулайтис, № 3136; оз. Дюпкун-Курейский (сев.-вост. побережье), 1969, Ю. Петроченко, № 1315; оз. Хантайское (средняя часть южн. побережья), 1969, Л. Малышев, С. Андрулайтис, № 1013; оз. Дарима, 1968, 1969, Н. Водопьянова, №№ 154а, 1037, 1882.

Poa paucispicula Scribn. et Merr. Находится на Путоране (и Таймыре) у крайнего западного предела распространения.

Оз. Дюпкун-Курейский (юго-вост. побережье), 1969, Ю. Петроченко, №№ 1553, 1965; оз. Капчук, 1969, Н. Водопьянова, № 453; оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, Л. Малышев, А. Киселева, № 1158; оз. Хантайское (вост. побережье), 1969, А. Киселева, С. Андрулайтис, № 3274; оз. Хантайское (средняя часть южн. побережья), 1969, Л. Малышев, С. Андрулайтис, № 1018.

Phippsia concinna (Th. Fries) Lindeb. Свойственна арктической полосе Евразии. Показана для центральной части Путораны (верховья р. Холокит и г. Камень, по неопубликованным данным Мироненко, Петровского и Юрцева, 1969 г.). Наша находка сделана в ближайшем районе Путораны.

Оз. Аян (средняя часть вост. побережья), 1969, Н. Водопьянова, №№ 320, 330.

* *Carex alba* Scop. Кальцефильное боровое растение. Находится на Путоране у крайнего северного предела распространения.

Оз. Хантайское (средняя часть южн. побережья), 1969, Л. Малышев, С. Андрулайтис, № 966.

* *Carex bicolor* Bell. ex All. Редкое аркто-альпийское растение. Ближайшее известное местонахождение — в низовье р. Нижней Тунгуски.

Оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, Л. Малышев, А. Киселева, № 817.

* *Carex dioica* L. Находится здесь у крайнего северо-восточного предела распространения.

Оз. Хантайское (средняя часть южн. побережья), 1969, Л. Малышев, С. Андрулайтис, № 896.

* *Carex holostoma* Drej. Арктический вид с весьма дизъюнктивным распространением; изолированно встречается на Становом нагорье.

Оз. Ядун, 1968, Н. Водопьянова, С. Андрулайтис, №№ 284а, 1559.

* *Carex mackenziei* V. Krecz. Распространена на севере Европы, на крайнем востоке и северо-востоке Азии и в Сев. Америке. Нахождение на Путоране является неожиданным.

Оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, Л. Малышев, А. Киселева, № 803.

* *Carex mollissima* Christ. ex Scheutz. Находится на Путоране у северо-западного предела распространения.

Оз. Анама (южн. побережье), 1968, Н. Водопьянова, С. Андрулайтис, №№ 340а, 341а; оз. Ядун, 1968, они же, №№ 304а, 1852; оз. Капчук, 1969, Н. Водопьянова, № 650; оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, Л. Малышев, А. Киселева, № 514; оз. Хантайское (средняя часть южн. побережья), 1969, Л. Малышев, С. Андрулайтис, № 968; оз. Хантайское (вост. побережье), 1969, С. Андрулайтис, А. Киселева, № 3301.

* *Carex pediformis* C. A. Mey. Свойственна степям и сухим борам лесной зоны. На Путоране находится у северного предела распространения, встречается редко.

Оз. Анама (южн. побережье), 1968, Н. Водопьянова, С. Андрулайтис, № 350а; оз. Аян (средняя часть вост. побережья), 1969, Н. Водопьянова, № 367.

* *Carex trautvetteriana* Kom. Находится здесь на крайнем западном пределе распространения. Предпочитает карбонатные субстраты.

Оз. Дарима, 1968, Н. Водопьянова, №№ 315а, 318а.

* *Carex williamsii* Britt. Довольно редкое растение с циркумполярным аркто-альпийским распространением.

Оз. Ядун, 1968, Н. Водопьянова, С. Андрулайтис, №№ 292а, 1920; оз. Сиркюарвит, 1969, Н. Водопьянова, № 1088.

* *Rheum compactum* L. Нахождение вида в западной части Путораны объясняется близостью долины Енисея, по которой ряд южно-сибирских растений проник далеко на север и затем на нагорье по крупным притокам — Хантайке и Курейке.

Оз. Дюпкун-Курейский (юго-вост. побережье), 1969, Ю. Петроченко, № 1013; оз. Хантайское (средняя часть южн. побережья), 1969, Л. Малышев, С. Андрулайтис, № 884; оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, А. Толмачев, Л. Малышев, А. Киселева, №№ 403, 547; оз. Хантайское (вост. побережье), 1969, А. Киселева, С. Андрулайтис, № 3019.

* *Sagina saginoides* (L.) Dalla Torre. Имеет аркто-альпийское циркумполярное распространение.

Оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, А. Толмачев, Л. Малышев, № 699.

* *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bge. Распространен в высокогорьях и арктической полосе Восточной Азии, изолированно — на севере Урала и на Аляске.

Оз. Дарима, 1968, 1969, Н. Водопьянова, №№ 172а, 1011, 1020; оз. Сиркюарвит, 1969, она же, № 962.

Corydalis arctica M. Pop. Восточносибирский аркто-альпийский вид, находится на Путоране у крайнего западного предела распространения. Ранее был собран в центральной части Путораны (оз. Харпича) О. Н. Мироненко (данные Мироненко, Петровского и Юрцева, 1969 г.).

Оз. Сиркюарвит, 1969, Н. Водопьянова, №№ 866, 882.

* *Eutrema edwardsii* R. Br. Распространена в горах и арктической зоне северного полушария. На Путоране показана для центральной части (р. Хусана, бассейн оз. Харпича, по данным Мироненко, Петровского и Юрцева, 1969 г.). Наши сборы дополняют сведения по распространению вида на нагорье.

Оз. Дарима, 1968, 1969, Н. Водопьянова, №№ 207а, 208а, 810, 1880; оз. Анама (южн. побережье), 1968, она же, № 411а; оз. Аян (средняя часть вост. побережья), 1969, она же, №№ 162, 184, 238, 246; оз. Сиркюарвит, 1969, она же, №№ 913, 955.

* *Braya purpurascens* (Rr. Br.) Bge. Арктический циркумполярный вид, заходящий на Путорану в районе поверхностного залегания известняков.

Оз. Дарима, 1968, Н. Водопьянова, №№ 206а, 218а.

* *Braya siliquosa* Bge. Свойственна горам Сибири и Северной Америки. На Путоране находится у западного предела распространения.

Оз. Дарима, 1968, 1969, Н. Водопьянова, №№ 209а, 219а, 8400.

Erysimum pallasii (Pursh) Fern. Распространен в Арктике и горах субарктической полосы Сибири и Северной Америки. Известен из центральной части Путораны (бассейн оз. Харпича и оз. Дюпкун-Котуйский, по данным Мироненко, Петровского и Юрцева, 1969 г.). Наши сборы дополняют картину распространения вида на нагорье.

Оз. Капчук, 1969, Н. Водопьянова, №№ 426, 602; оз. Аян, 1969, она же, № 353; оз. Хантайское (вост. побережье), 1969, А. Киселева, С. Андрулайтис, № 3304.

* *Lesquerella arctica* (Wormsk.) Wats. Свойственна восточно-сибирской и американской части арктической зоны; здесь проходит западная граница ареала.

Оз. Дарима, 1968, 1969, Н. Водопьянова, №№ 202а, 203а, 1041.

Thlaspi cochleariforme DC. Распространена в горах Южной Сибири, изолированно на Урале, на Таймыре и на севере Якутии. Недавно найдена в центральной части Путораны (верховье р. Котуйкан, по данным Мироненко, Петровского и Юрцева, 1969 г.). Нами обнаружена в западной части нагорья.

Оз. Хантайское (средняя часть южн. побережья), 1969, Л. Малышев, С. Андрулайтис, № 919.

* *Drosera anglica* Huds. Распространена в умеренной зоне северного полушария.

Оз. Дюпкун-Курейский (юго-вост. побережье), 1969, Ю. Петроченко, № 1580.

* *Drosera rotundifolia* L. Распространение то же, что у предыдущего вида.

Оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, А. Толмачев, А. Киселева, 1116.

Saxifraga oppositifolia L. Циркумполярный аркто-альпийский вид. На Путоране чрезвычайно редок, известен лишь для северо-востока плато (верховье р. Чангода, по данным Мироненко, Петровского и Юрцева, 1969 г.). Нами обнаружен севернее.

Оз. Дарима, 1968, 1969, Н. Водопьянова, №№ 118а, 1045.

* *Rubus saxatilis* L. Циркумполярный вид лесной зоны. Нахождение на Путоране изолированное.

Оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, А. Толмачев, № 728.

Potentilla crantzii (Crantz) Beck. Циркумполярный вид с прерывистым ареалом. На Путоране редок. Известен с низовьев рек Дямкан и Себяки (по данным Мироненко, Петровского и Юрцева, 1969 г.).

Оз. Ядун, 1968, Н. Водопьянова, № 1073.

Sibbaldia procumbens L. Циркумполярный аркто-альпийский вид. Собран В. Б. Куваевым на юге Путораны (оз. Някшингда). Нами обнаружен в западной части.

Оз. Дюпкун-Курейский (юго-вост. побережье), 1969. Ю. Петроченко, № 1282; оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, Л. Малышев, А. Киселева, № 457.

* *Dryas crenulata* Juz. Свойственна выходам известняков в горах Восточной Сибири.

Оз. Дарима, 1968, 1969, Н. Водопьянова, №№ 1077, 1156.

* *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. Растение равнинных местообитаний лесной зоны Евразии. Изолированно и очень редко встречается на западе Путоранского плато, ближайшее место сбора — в окрестностях г. Игарки на Енисее.

Оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, А. Толмачев, № 770; г. Игарка, 1969, А. Толмачев, Л. Малышев, А. Киселева, № 1196.

* *Oxytropis adamsiana* (Trautv.) Vass. Восточносибирский аркто-альпийский вид. Найден лишь на крайнем западе Путораны.

Оз. Хантайское (вост. побережье), 1969, А. Киселева, С. Андрулайтис, №№ 3102, 3162, 3261; оз. Хантайское (южн. побережье), 1969, Л. Малышев, С. Андрулайтис, № 949.

Oxytropis mertensiana Turcz. Арктический вид. Известен из центральной части Путораны (оз. Харпича, по данным Мироненко, Петровского и Юрцева, 1969 г.).

Оз. Дарима, 1968, Н. Водопьянова, № 1127; оз. Сиркюарвит, 1969, она же, №№ 1072, 1105.

* *Oxytropis middendorffii* ssp. *schmidtii* (Meinsh.) Jurtz. — *O. schmidtii* Meinsh. Арктический вид. Показан для окрестностей г. Норильска (Москаленко, 1969). Нами собран на северо-востоке Путораны.

Оз. Дарима, 1968, Н. Водопьянова, № 1879; оз. Сиркюарвит, 1969, она же, № 851.

Pyrola grandiflora Radius. Арктический вид. На Путоране довольно редок. Известен из окрестностей оз. Харпича (данные Мироненко, Петровского и Юрцева, 1969 г.). На оз. Някшингда собран В. Б. Куваевым.

Оз. Анама, 1968, Н. Водопьянова, С. Андрулайтис, № 487а; оз. Дарима, 1969, Н. Водопьянова, № 1883; оз. Сиркюарвит, 1969, она же, № 764.

Moneses uniflora (L.) Gray. Лесной циркумполярный вид. Известен с западных отрогов Путоранского плато (г. Норильск, по Москаленко, 1969).

Оз. Хантайское (средняя часть южн. побережья), 1969, Л. Малышев, С. Андрулайтис, № 977; оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, А. Толмачев, А. Киселева, № 1088.

Rhododendron aureum Georgi. Восточноазиатский вид, по южносибирским горам проникающий до Алтая. Нахождение на Путоране изолированное. Независимо от нас в том же пункте собран также В. Б. Куваевым.

Оз. Някшингда, 1968, Н. Водопьянова, № 1478.

* *Androsace triflora* Adams. Редкое растение. Известно нахождение на Новой Земле, в Арктической Сибири, Даурии (север) и на Леноколымском нагорье.

Оз. Сиркюарвит, 1969, Н. Водопьянова, №№ 1116, 1165.

* *Gentiana algida* Pall. Распространение вида связано с горами Сибири и Средней Азии. Независимо от нас собрана на оз. Някшингда В. Б. Куваевым, а в бассейне р. Кочечумо — участниками землеустроительной экспедиции 1966 г.

Оз. Някшингда, 1968, Н. Водопьянова, №№ 1049, 1319.

Gentiana nutans Bge. Азиатский аркто-альпийский вид. Показан для центральной части Путоранского плато (оз. Харпича и Дюпкун-Котуйский, по данным Мироненко, Петровского, Юрцева, 1969 г.). Нами найден восточнее.

Оз. Дарима, 1968, Н. Водопьянова, №№ 1044, 1048; оз. Сиркюарвит, 1969, она же, № 899.

* *Mertensia jenisseensis* M. Pop. Редкое эндемичное растение правобережья Енисея. Ближайшим к Путоране местом сбора является г. Игарка. В окрестностях г. Норильска собран близкий вид *M. sibirica* (L.) Don (Москаленко, 1969).

Оз. Някшингда, 1968, Н. Водопьянова, С. Андрулайтис, № 181а; г. Игарка, 1968, Н. Водопьянова, № 1288; там же, 1969, Л. Малышев, А. Киселева, №№ 25, 78.

Pedicularis hirsuta L. Редкий арктический вид. Известен из центральной части Путораны (оз. Харпича, по данным Мироненко, Петровского и Юрцева, 1969 г.). Нами обнаружен восточнее.

Оз. Дарима, 1969, Н. Водопьянова, № 826.

* *Pedicularis tristis* L. Редкий вид, приуроченный к выходам известняков в тундровой зоне и альпийском поясе гор.

Оз. Дарима, 1968, Н. Водопьянова, № 193а; оз. Сиркюарвит, 1969, она же, № 867.

Pedicularis verticillata L. Циркумполярный вид. На Путоране довольно редок, известен из центральной части плато (оз. Харпича и низовья р. Себяки, данные Мироненко, Петровского и Юрцева, 1969 г.). Нами собран восточнее.

Оз. Дарима, 1968, 1969, Н. Водопьянова, №№ 183а, 1023; оз. Сиркюарвит, 1969, она же, №№ 765, 895, 901, 1128.

Pinguicula algida Malysch. Описана со Станового нагорья. Для Путораны была показана в окрестностях оз. Харпича и в низовьях р. Себяки (данные Мироненко, Петровского и Юрцева, 1969 г.).

Оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, Л. Малышев, № 848; оз. Хантайское (вост. побережье), 1969, А. Киселева, С. Андрулайтис, № 3114; оз. Хан-

тайское (средняя часть южн. побережья), 1969, Л. Малышев, С. Андрулайтис, № 914; оз. Дюпкун-Курейский (сев.-вост. побережье), 1969, Ю. Петроченко, №№ 1348, 1478; оз. Анама, 1968, Н. Водопьянова, С. Андрулайтис, № 364а.

Pinguicula alpina L. Арктический вид. На территории Путораны (басс. р. Кочечумо) впервые был собран участниками землеустроительной экспедиции, 1966 г.

Оз. Някшингда, 1968, Н. Водопьянова, № 1835.

* *Pinguicula villosa* L. Циркумполярный вид. На Путоране довольно обычен, но никем не отмечался.

Оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, Л. Малышев, А. Киселева, А. Толмачев, № 565; оз. Дюпкун-Курейский (юго-вост. побережье), 1969, Ю. Петроченко, №№ 1195, 1295, оз. Ядун, 1968, С. Андрулайтис, Н. Водопьянова, № 1142; оз. Някшингда, 1968, они же, №№ 1140, 1334, независимо от нас здесь же собран В. Б. Куваевым; оз. Анама 1968, Н. Водопьянова, № 112.

* *Pinguicula vulgaris* L. Циркумполярный вид. На Путоране довольно редок.

Оз. Дарима, 1968, Н. Водопьянова, № 1141; оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, Л. Малышев и А. Киселева, № 820; А. Толмачев и А. Киселева, № 1118; оз. Дюпкун-Курейский (юго-вост. побережье), 1969, Ю. Петроченко, № 1533.

* *Achillea alpina* L. Восточноазиатский вид.

Оз. Анама, 1968, Н. Водопьянова, № 398а.

* *Tripleurospermum phaeocephalum* (Rupr.) Pobed. Арктический циркумполярный вид. Указан для окрестностей г. Норильска (Москаленко, 1969). Нами собран в южной части Путораны и близ Игарки.

Оз. Ядун, 1968, С. Андрулайтис, Н. Водопьянова, №№ 62а, 1916; оз. Анама, они же, № 381а; г. Игарка, 1969, Л. Малышев, А. Киселева, № 142.

* *Artemisia borealis* Pall. Циркумполярный вид, свойственный арктической зоне и альпийскому поясу гор.

Оз. Сиркюарвит, 1969, Н. Водопьянова, №№ 875, 969.

* *Nardosmia laevigata* (Willd.) DC. Обитатель равнинных местоположений северной Евразии. Ближайшим местом сбора является г. Игарка.

Оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, Л. Малышев и А. Киселева, № 537, А. Толмачев и С. Андрулайтис, № 861; г. Игарка, 1968, Н. Водопьянова, № 1289.

* *Senecio tundricola* Tolm. Растение Арктики Восточной Сибири и Дальнего Востока. На Путоране встречается довольно редко.

Оз. Дюпкун-Курейский (юго-вост. побережье), 1969, Ю. Петроченко, № 1549; оз. Някшингда, 1968, Н. Водопьянова, № 1831; оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, Л. Малышев, А. Киселева, А. Толмачев, №№ 457, 822, 1157.

* *Crepis lyrata* (L.) Froehl. Данный вид известен из Западной Сибири и немногих районов Восточной Сибири (Ангаро-Саянский, Даурский). Ближайшее нахождение — в окрестностях г. Игарки.

Оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, Л. Малышев, А. Киселева, № 1154; г. Игарка, 1969, Л. Малышев, № 1348.

* *Crepis multicaulis* Ledeb. Евразиатский вид. Ближайшее нахождение — в верховьях р. Амундакана — притока р. Нижней Тунгуски.

Оз. Дюпкун-Курейский (сев.-вост. побережье), 1969, Ю. Петроченко, № 1455; оз. Хантайское (вост. побережье), 1969, А. Киселева, С. Андрулайтис, №№ 3319, 3332.

Crepis nana Richards. Азиатско-американский вид. На Путоране редок. Известен из окрестностей оз. Дюпкун-Котуйский (данные Мироненко, Петровского и Юрцева, 1969 г.).

Оз. Хантайское (средняя часть южн. побережья), 1969, Л. Малышев, С. Андрулайтис, № 934; оз. Аян, 1969, Н. Водопьянова, № 290.

* *Hieracium ganeschinii* var. *jamarovense* Juxip. Сибирский эндем. На территории Восточной Сибири известнен из Ангаро-Саянского, Даурского и Лено-Колымского районов.

Оз. Хантайское (средняя часть сев. побережья), 1969, А. Киселева, № 1084; там же, 1969, Л. Малышев, А. Киселева, № 712.

* *Hieracium robustum* Fries. Евразиатский вид. Ближайшим местом сборов за пределами нагорья является г. Игарка.

Оз. Капчук, 1969, Н. Водопьянова, № 419; г. Игарка, 1969, А. Толмачев, Л. Малышев, № 1288.

ЛИТЕРАТУРА

Москаленко Н. Г. (1969). К флоре окрестностей Норильска (северо-запад Средне-Сибирского плато). Бот. журн., 55, 2.

Сибирское отделение
Академии наук СССР,
Иркутск.

(Получено 5 X 1970).

УДК 531.3 : 581.143+581.149 : 582.34

И. Д. Кильдюшевский

ГОДИЧНАЯ ДИНАМИКА РОСТА И ОТМИРАНИЯ *RHYTIDIADELPHUS SQUARROSUS* В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

I. D. KILJDIUSHEVSKY. ANNUAL DYNAMICS OF GROWTH AND WITHERING IN *RHYTIDIADELPHUS SQUARROSUS*

В природных условиях Ленинградской области накопление отмерших остатков изученного мха начинается в июле. В течение всей осени и первой половины зимы величина этой фракции остается постоянной, составляя около 15% общей массы мха. Разложение ее в это время сведено к минимуму. В марте начинается интенсивное разрушение органической массы, заканчивающееся к июню.

В мае 1968 г. на опытной станции Ботанического института АН СССР «Отрадное» (Приозерский район Ленинградской области) был заложен опыт по изучению динамики роста и отмирания некоторых видов мхов на участке суходольного мелкозлаково-разнотравного луга. Опытный участок располагался на очень пологом склоне к озеру.

В моховом покрове преобладал *Rhytidiadelphus squarrosus* со значительной примесью *Thuidium recognitum*. В небольшом количестве присутствовал также *Climacium dendroides* и *Brachithecium salebrosum*.

Первоначально было заложено 11 площадок размером 20×20 см для ежемесячных учетов в течение вегетационного периода и в отдельные зимние месяцы (проективное покрытие видов по каждой площадке указано в табл. 1). Впоследствии были добавлены еще 2 площадки (без определения проекции мхов) с тем, чтобы сделать ежемесячными и зимние учеты.

ТАБЛИЦА 1

Проективное покрытие видов мхов (площадки 1—11)

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Rhytidiadelphus squarrosus	76	71	47	43	73	45	5	56	77	68	47
Thuidium recognitum	4	1	6	5	4	18	9	8	2	6	20
Climacium dendroides	3	—	5	3	2	1	7	+	1	+	—
Brachithecium salebrosum	—	+	2	1	—	—	+	+	—	—	+

При укосе вся масса мхов срезалась у поверхности почвы. Мелкие обломки их сметались кистью и присоединялись к укосу. Площадки, предназначенные для наблюдений в снежный период года, были заранее подвергнуты некоторой дополнительной обработке. Дернина была подрезана по границе площадки с боков и затем снизу (на глубине 7—8 см), извлечена из земли и окружена бортиками из прокрашенного масляной краской плотного картона. Затем на дно ямы был положен кусок металлической сетки по размеру площадки и дернинка водворена на место. При учете коробка откапывалась из-под снега, извлекалась из земли (наличие сетки и бортиков позволяло сделать это без повреждения дернины) и оттаивалась в теплом помещении от остатков снежных крупинок, после чего растительная масса снималась обычным способом.

Учеты проводились около первого числа каждого месяца. Собранная масса растений по возможности тотчас подвергалась разбору. Первоначально предполагалось делить всю массу на 2 фракции — живые и отмершие части. Но на практике это оказалось делом почти невозможным. Дело в том, что на каждом стебельке можно выделить 3 зоны: живую, переходную и мертвую. Первая и последняя устанавливаются легко. Но переход их друг в друга очень нерезок. Живые и мертвые листочки чередуются. А что касается стебля, то уловить по цвету переход живой части в мертвую в большинстве случаев вовсе невозможно. Поэтому решено было выделять, с одной стороны, живую часть стебля вместе с неотчленившейся от нее переходной, а с другой — отчленившиеся, явно мертвые обломки. Это было тем более логично, что разложению подвергаются, видимо, лишь части, потерявшие связь с растением. Таким образом, то, что в дальнейшем называется «живым», фактически состоит из живых тканей и частично отмерших, но связанных с зелеными в одно целое.

При разборке укоса сначала выделялись крупные части растений. В оставшейся массе кусочки почвы растирались между пальцев, после чего остатки просеивались через набор почвенных сит. То, что проходило через сито с ячеями 2 мм, отбрасывалось, а остальное делилось на 4 части, и одна из них подвергалась разборке. Выделялись обломки отмерших частей мхов размером 10—5 мм и 4—2 мм. Смысл этой процедуры заключался в следующем. Логично было допустить, что по мере перегнивания растительных остатков количество мелких обломков должно увеличиваться, причем в конце концов преобладание должна была получить самая мелкая фракция. Однако уловить эту динамику не удалось, и при окончательной обработке данных все отмершие части, независимо от их величины, были объединены. В качестве примера такой детальной разборки приводятся данные по площадке № 7, учтенной 1 ноября, перед установлением снегового покрова (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Масса отмерших частей мхов по размерам остатков (в г сухого веса на площадках 20×20 см, учет 1 XI 1968)

Вид	Проективное покрытие (в %)	Вес земельных частей (в г)	Вес отмерших частей (в г)			
			1 см и более	10—5 мм	4—2 мм	всего
Rhytidiadelphus squarrosus	26	13.60	2.00	0.35	0.23	2.58
Thuidium recognitum . .	4	5.60	0.42	0.34	0.11	0.87
Climacium dendroides . .	4	2.65	1.13	0.12	0.03	1.28
Итого	34	21.85	3.55	0.81	0.37	4.73

В результате ежемесячных учетов в течение одного года были получены данные о динамике отмирания и последующего разложения растительных остатков по всем четырем наблюдавшимся видам. В табл. 3 приведены данные по господствующему в растительном покрове виду *Rhyti-*

ТАБЛИЦА 3

Динамика разложения и отмирания мха *Rhytidiadelphus squarrosus* на протяжении года (в г сухого веса с площадок 20×20 см)

Фракция	1 V	1 VI	1 VII	31 VII	2 IX	1 X
Живые части	21.50	26.65	22.20	11.72	25.30	12.15
Отмершие части	1.12	0.48	1.01	0.95	4.43	1.43
Всего	22.62	27.13	23.21	12.67	29.73	13.58
Процент живых частей	95.7	98.2	95.7	92.5	85.1	89.5
Процент отмерших частей	4.9	1.8	4.3	7.5	14.9	10.5

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Фракция	1 XI	2 XII	2 I	31 I	1 III	4 IV	25 IV
Живые части	13.60	17.24	17.03	13.17	20.80	14.10	11.30
Отмершие части	2.58	2.92	5.86	2.52	2.01	0.77	0.33
Всего	16.18	20.16	22.89	15.69	22.81	14.87	11.63
Процент живых частей	84.1	85.5	74.5	83.9	91.2	94.7	97.2
Процент отмерших частей	15.9	14.5	25.5	16.1	8.8	5.3	2.8

diadelphus squarrosus. Остальные виды присутствовали в небольшом количестве и данные по ним недостаточно достоверны.

Но так как масса растений на отдельных площадках варьировала в довольно широких размерах, то для большей наглядности в этой таблице помимо абсолютных количеств зеленых и отмерших частей даны их процентные соотношения (зеленая + отмершая часть приняты за 100%).

Конечно, наблюдения одного года при однократной повторности не дают оснований для далеко идущих выводов. Но тем не менее полученные цифры достаточно показательны. Минимальное количество отмерших частей падает на начало лета. В течение всех летних месяцев идет планомерное их накопление. Так как этот период совпадает с интенсивным нарастанием зеленой массы, то очевидно, что процессы отмирания идут весьма энергично при сравнительно слабом разложении отчленившихся от мха частей. В продолжение всей осени и первой половины зимы положение сохранилось стабильным: нет ни роста, ни отмирания. Значительное увеличение фракции отмерших частей в начале января является скорее всего результатом ошибки опыта. Если это так, то началом интенсивного разрушения накопленных растительных остатков следует считать последние числа февраля—март. Процесс этот заканчивается к июню.

Таким образом, разложение мхов начинается еще зимой, при отрицательных температурах воздуха. Это не должно вызывать удивления, так как с усилением солнечной радиации проникшая сквозь толщу снега энергия столь интенсивно поглощается темной поверхностью почвы, что последняя протаивает на несколько миллиметров. Это можно было наблюдать при раскопках снега.

Было бы интересно провести аналогичные наблюдения в других районах, с более суровой зимой.

Институт биологии
Коми филиала
Академии наук СССР,
Сыктывкар.

(Получено 4 XI 1969).

УДК 58.032 : 634.749 (478)

К. Р. Витко

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ВОДНОГО РЕЖИМА ВИДОВ *SORBUS* L., ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В ЛЕСАХ МОЛДАВИИ

С 5 рисунками

K. R. VITKO. A COMPARATIVE ANALYSIS OF CERTAIN CHARACTERISTIC FEATURES OF THE WATER REGIME OF THE SPECIES OF *SORBUS* L. OCCURRING IN THE WOODS OF THE MOLDAVIAN S. S. R.

Приведены данные по скорости водоотдачи срезанными побегами, интенсивности транспирации, содержанию и дефициту воды в листьях *Sorbus torminalis* Crantz и *Sorbus* sp. в условиях сухой скумпиевой дубравы Молдавии. При отсутствии в лесах республики генеративных экземпляров принадлежность *Sorbus* sp. к бореальному виду *S. aucuparia* L. или средиземноморскому *S. domestica* L. точно не установлена. Сделана попытка использовать особенности водного режима в качестве дополнительного критерия при определении типа ареала и таким образом видовой принадлежности *Sorbus* sp.

Род *Sorbus* L. в лесах Молдавии представлен берекой *Sorbus torminalis* Crantz и рябиной с перистыми листьями, которая в основных сводках по флоре республики (Гейдеман, 1954; Андреев, 1964) отнесена к виду рябина обыкновенная *Sorbus aucuparia* L. Рябина с перистыми листьями встречается здесь в виде низкорослых стелющихся по земле вегетативно размножающихся кустов высотой 0.5—2 м. Более крупные, до 5—6 м высоты, экземпляры крайне редки (Андреев, 1964; Кононов и др., 1965). До 1958 г. цветущие экземпляры рябины в лесах Молдавии не были обнаружены.

Сам факт произрастания в Молдавии бореального вида, приуроченного в южных районах к свежим и влажным типам леса горных поясов (Kárpáti, 1960), кажется явлением весьма необычным. При составлении карт типов леса центральной Молдавии сотрудниками лаборатории флоры и геоботаники Ботанического сада Академии наук Молдавской ССР было отмечено, что рябина с перистыми листьями — вид более характерный и постоянный для сухих типов леса, чем для свежих (по устному сообщению А. И. Вайнштейна).

В 1958 г. В. Н. Кононов в Тигечском лесном массиве на юге Молдавии встретил цветущий экземпляр рябины, без сомнения относящийся к виду средиземноморского ареала, рябине *S. domestica* L. На основании последнего факта, а также изучения морфологических особенностей и характера распространения рябины в Молдавии (в южных районах экземпляры рябины крупнее, чем в северных) Кононов (1959; Кононов и др., 1965) пришел к выводу, что встречающиеся в южных и центральных районах растения рябины относятся к виду *S. domestica*. Ранее северным пределом распространения этого вида считали Крым, где он нормально плодоносит. Не подтвердилось и существовавшее ранее мнение о присутствии *S. aucuparia* в Северной Молдове Румынии — области, наиболее близкой к Молдавии в ботаническом отношении. Пашковский и Доница (S. Pașcovchi și N. Doniță, 1967) указывают на произрастание там *S. domestica*.

Однако в связи с трудностями, которые возникают при установлении различий между *S. aucuparia* и *S. domestica* по морфологическим признакам вегетативных органов (Kárpáti, 1960; Кононов и др., 1965), для окончательного решения вопроса о видовой принадлежности молдавской рябины[1] *Sorbus* sp. требуются более тщательные исследования систематиков.

В 1966—1967 гг. нами проведены эколого-физиологические наблюдения в одном из характерных для Молдавии типов леса — сухой скумпие-

[1] Название применяется условно.

вой дубраве из *Quercus petraea* Liebl. (Гейдеман и др., 1964). Особенности водного режима в связи с условиями микроклимата и влажностью почвы мы изучали у ряда видов, в том числе у молдавской рябины и у береки *S. torminalis* как характерных представителей второго яруса данного типа леса.

Поднятый в литературе вопрос о видовой принадлежности молдавской рябины, а также мнение о различиях в водном режиме у видов разного географического происхождения (Григорьев, 1955) натолкнули нас на мысль сравнить особенности водного режима молдавской рябины и береки.

Рябина *S. domestica* и берека *S. torminalis* относятся к одному роду, близки по экологии и ареалам, в основном приуроченным к Средиземноморской области. Естественно предположить, что в одном и том же местообитании в случае принадлежности молдавской рябины к виду

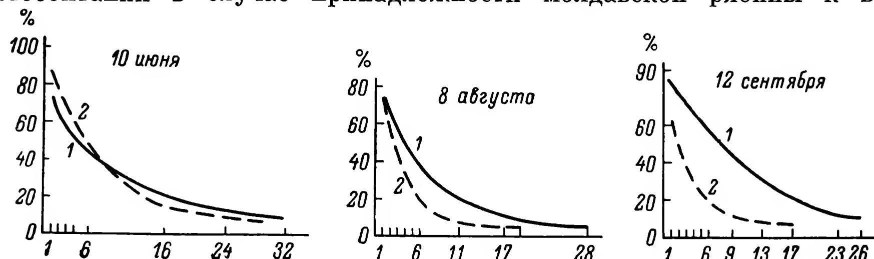


Рис. 1. Скорость потери воды срезанными побегами у молдавской рябины *Sorbus* sp. (*1*) и у береки *Sorbus torminalis* Crantz (*2*) в 1967 г.

На оси абсцисс — число часов от начала опыта; *на оси ординат* — количество воды, сохранившейся в срезанных побегах (в процентах от ее количества при их полном насыщении).

S. domestica показатели ее водного режима должны быть близки к береке, в случае же принадлежности ее к рябине *S. aucuparia* должны проявиться черты, свидетельствующие о нарушении водного баланса этого бореального вида, находящегося на южном пределе своего ареала.

В сезонной (с мая по сентябрь) и дневной динамике изучали такие показатели водного режима исследуемых растений, как скорость потери воды срезанными побегами, характеризующая их водоудерживающую способность, интенсивность транспирации, содержание и дефицит (реальный дневной и критический) воды в листьях.

Наблюдения проводились в Страшенском районе МССР, на территории Скоренской лесной дачи. Климат района умеренно континентальный, со средней годовой температурой воздуха 9.3° и средним годовым количеством осадков 450 мм (Агроклиматический справочник Молдавской ССР, 1969). Пробная площадь расположена на высоте 225 м над ур. м., в верхней части склона западной экспозиции одного из увалов. Почва серая лесная. Ассоциация — Quercetum cotinoso-poosum. Древесный полог сложен исключительно дубом скальным IV бонитета при сомкнутости 0.4.

При сильной разреженности древостоя под его пологом существуют специфические микроклиматические условия, характеризующиеся высокими температурой и дефицитом влажности воздуха, а также большой интенсивностью освещения. Запасы доступной влаги в почве, достаточно высокие весной, в летние месяцы резко уменьшаются, особенно в основной зоне поглощения воды корнями деревьев и кустарников. Временами (август—сентябрь 1967 г.) эти горизонты бывают пересушены. Более детальное описание пробной площади и условий микроклимата приведено нами ранее (Витко, 1968). Молдавская рябина и берека представлены здесь экземплярами с одиночными стволами высотой до 2 м.

В июне, когда условия микроклимата и влажность почвы еще благоприятны, кривые скорости потери воды срезанными побегами молдавской рябины и береки наиболее сходны (рис. 1). По мере ухудшения условий влагообеспеченности почвы различия возрастали и достигли

наибольших значений в сентябре, при этом во все сроки побеги молдавской рябины проявляли более высокие водоудерживающие свойства по сравнению с берекой. Например, в сентябре 1967 г. при наименее благоприятных условиях влажности почвы побеги молдавской рябины в течение первого часа отдали 16% воды от исходного ее количества, тогда как побеги береки — 33.5%, т. е. в 2 раза больше. Скорость водоотдачи у молдавской рябины за сезон изменилась мало, а у береки заметно возросла.

Средние за вегетационный период величины интенсивности транспирации у сравниваемых видов очень близки. В 1966 г. они составили у молдавской рябины 0.42 г и у береки 0.41 г на 1 г сырых листьев в час, а в 1967 г. соответственно 0.57 и 0.51 г.

Рис. 2. Сезонные изменения интенсивности транспирации у видов *Sorbus*.

На оси абсцисс — месяцы; *на оси ординат* — среднедневная интенсивность транспирации, в г на 1 г сырых листьев в час. Условные обозначения те же, что на рис. 1.

В 1966 г. изменения среднедневных показателей интенсивности транспирации у обоих видов происходили совершенно однотипно (рис. 2) при очень близких цифровых значениях. Среднедневные показатели не отличались более чем на 0.05 г и были несколько выше то у одного, то у другого вида, а в мае и в конце вегетации оказались почти одинаковыми. В 1967 г. кривые сезонного изменения интенсивности транспирации у обоих видов были также сходны при несколько бо́льших величинах среднедневной транспирации у молдавской рябины. Резкое различие отмечено только в июле, когда режим влажности почвы оставался еще довольно благоприятным, а напряженность метеорологических факторов

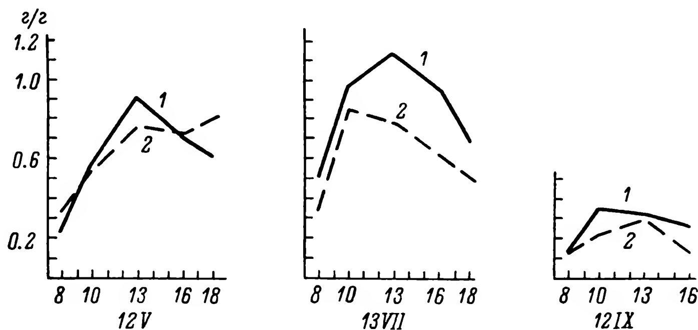


Рис. 3. Дневной ход интенсивности транспирации у видов *Sorbus* в 1967 г.

На оси абсцисс — часы дня; *на оси ординат* — интенсивность транспирации в г на 1 г сырых листьев в час. Условные обозначения те же, что на рис. 1.

достигла наибольшего значения, особенно высокой была освещенность. В этих условиях интенсивность транспирации у молдавской рябины оказалась наибольшей за весь период наших наблюдений: в среднем за день она составляла 0.85 г на 1 г сырых листьев в час. В засушливый период интенсивность транспирации у обоих видов заметно снижается, но величины этого показателя в это время у них бывают особенно близкими.

Кривые, отражающие изменения интенсивности транспирации в течение дня у изучаемых видов, обычно являются одновершинными с максимумом в полуденные и послеполуденные часы (рис. 3). Даже в июле 1967 г., когда у молдавской рябины интенсивность транспирации достигала 1.14 г на 1 г сырых листьев в час, спада ее в середине дня не

наблюдалось. Наличие в основном одновершинных кривых с максимумом интенсивности транспирации в полуденные часы свидетельствует о том, что заметных нарушений в водном балансе у обоих видов *Sorbus* в сухой дубраве не происходит. В этих же условиях у мезоморфного вида *Euonymus verrucosa* Scop. интенсивность транспирации в засушливые месяцы в середине дня обычно снижалась, а у гемиксерофита *Cotinus coggygria* Scop. кривые становились выровненными (Витко, 1968).

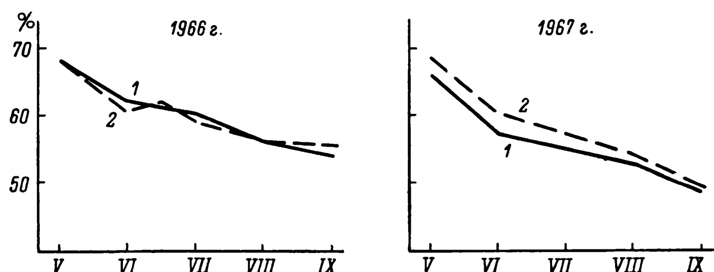


Рис. 4. Сезонные изменения содержания воды в листьях у видов *Sorbus*.

На оси абсцисс — месяцы; *на оси ординат* — среднедневное содержание воды в листьях в процентах на сырой вес. Условные обозначения те же, что на рис. 1.

Содержание воды в листьях изучаемых видов в течение сезона изменяется совершенно однотипно: наиболее резко оводненность уменьшается от мая к июню и более плавно в последующие месяцы до конца вегетации (рис. 4). Как правило, содержание воды на 1—4% ниже у молдавской рябины. Например, в 1966 г. в мае содержание воды в листьях у обоих видов составляло 68% от сырого веса, а в конце вегетации у молдавской рябины — 54.0% и у береки — 55.2%.

Водный дефицит в листьях обоих видов от начала к концу вегетации нарастает (рис. 5). В первую, более влажную половину вегетационного

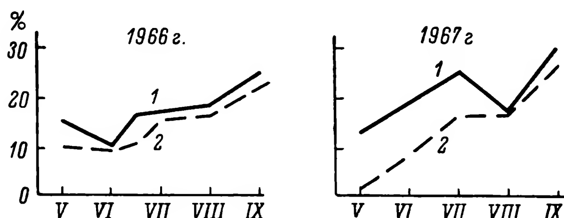


Рис. 5. Сезонные изменения дневного водного дефицита у видов *Sorbus*.

На оси абсцисс — месяцы; *на оси ординат* — водный дефицит (в процентах от количества воды при полном насыщении). Условные обозначения те же, что на рис. 1.

периода он обычно значительно выше у молдавской рябины. В мае — июле 1967 г. эти различия составляли 9—12%, однако в засушливые месяцы они уменьшались до 1—3%. Максимальные величины дневного дефицита были отмечены в сентябре и оказались у обоих видов довольно близкого порядка — 30.1% от влаги при полном насыщении у молдавской рябины и 26.4% — у береки.

Показатели критического водного дефицита в засушливые месяцы составляли 28.3—31.6% от количества влаги при полном насыщении у молдавской рябины и 35.0—35.7% у береки. Таким образом, величины критического дефицита у береки лишь на 4.1% выше таковых у молдавской рябины. Эти различия мы не считаем принципиальными.

Установленные величины критического дефицита являются небольшими по сравнению с приводимыми в литературе для ксерофитов средиземноморского ареала (Библь, 1965). По нашим наблюдениям, они наиболее близки к таковым у *Cotinus coggygria* и намного ниже, чем у более мезоморфного *Euonymus verrucosa*.

Величины водного дефицита у исследуемых видов *Sorbus* в летние месяцы приближаются к критическим, что, по литературным данным, наблюдается у средиземноморских гемиксерофитов (Oppenheimer, 1932).

Таким образом, в условиях сухой скумпиевой дубравы нами не отмечено признаков, указывающих на резкое нарушение водного баланса у молдавской рябины по сравнению с берекой, что можно было бы ожидать в случае принадлежности первой к бореальному виду — рябине обыкновенной. По некоторым показателям водного режима молдавская рябина проявляет черты, свидетельствующие о большей засухоустойчивости. Так, например, во вторую половину вегетационного периода она характеризуется более высокой водоудерживающей способностью листьев.

В результате проведенного анализа особенностей водного режима мы склонны считать, что молдавская рябина с перистыми листьями скорее принадлежит к средиземноморскому виду *S. domestica*, чем к бореальному *S. aucuparia*.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. (1964). Деревья и кустарники Молдавии, II. — Библь Р. (1965). Цитологические основы экологии растений. — Витко К. Р. (1968). О транспирации растениями в сухой скумпиевой дубраве. В сб.: Биологическая продуктивность и экология молдавских дубрав. — Гейдеман Т. С. (1954). Определитель растений Молдавской ССР. — Гейдеман Т. С. (1964). Типы леса и лесные ассоциации Молдавской ССР. — Григорьев Ю. С. (1955). Сравнительно-экологическое исследование ксерофилизации высших растений. — Кононов В. Н. (1959). Новые виды молдавской флоры и их связь с Крымом и Кавказом. Тр. Ставропольск. пед. инст., 18. — Кононов В. Н., И. Ф. Молькова и Г. А. Шабанова. (1965). О новом для Молдавии виде рябины. Тез. докл. Кишиневского гос. унив. — Kárpáti Z. (1960). Die *Sorbus*-Arten Ungarns und der angrenzenden Gebiete. Feddes Repert., 62, 3/4. — Oppenheimer H. (1932). Zur Kenntnis der hochsommerlichen Wasserbilanz mediterraner Gehölze. Berichte deutsch. bot. Gesellescháft, 50-a. — Paşcovchi S. şi H. Doniţă. (1967). Vegetaţia lemnoasa din silvostepa României.

Ботанический сад
Академии наук
Молдавской ССР,
Кишинев.

(Получено 21 V 1968).

УДК 577.95 : 581.524.44 (479)

Н. Ф. Храмцова

РИТМЫ РАЗВИТИЯ ГРУЗИНСКОМЯТЛИКОВЫХ АССОЦИАЦИЙ НА ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ В СВЯЗИ С ВЫСОТОЙ НАД УРОВНЕМ МОРЯ

С 4 рисунками

N. F. KHRAMTZOVA. THE ALTIDIME CHANGE OF THE DEVELOPMENTAL RYTHM OF POA-ASSOCIATION IN WEST CAUCASUS

Рассматриваются данные о фенологическом развитии растений грузинскомятликовых ассоциаций. Показано, что в различных группах ассоциаций (на разных высотах над уровнем моря) сроки прохождения фенологических периодов выражены по-разному. Работа иллюстрирована графиками.

Для разработки правильного режима использования травостоя грузинскомятликовых (с *Poa iberica* Fisch. et Mey.) ценозов, которые, по данным И. С. Косенко (1960 г.), занимают на Западном Кавказе 10.1% площади всех высокогорных лугов, необходимо изучение ритма развития не только эдификатора *Poa iberica* (Храмцова, 1965), но и всего ценоза в целом. С этой целью проводились фенологические наблюдения в основных фитоценозах мятлика грузинского за всеми видами растений в пределах высот от 1230 до 2350 м над ур. м. Фенологические наблюдения

проводились через каждые 5 дней по методике И. Н. Бейдеман (1954) с некоторыми изменениями, а именно: все особи популяции каждого вида, независимо от их обилия, условно принимались за 10. В зависимости от того, какой процент растений находился в той или иной фазе, проставлялись баллы в соответствующие графы. Допустим, что 60% всех особей вегетирует, у 30% имеются бутоны, а 10% — цветет. Каждые 10% соответствуют одному баллу. В графе вегетация проставляем 6, бутонизация — 3, цветение — 1 (в сумме всегда 10 баллов).

В камеральный период на основании полученных материалов строились феноспектры. Чтобы показать роль вида в сложении ценозов, различные авторы ширину полос давали, исходя из разных оснований. У некоторых из них ширина полос соответствовала обилию по Друде (Лучник, 1935; Семенова, 1939; Наринян, 1939), у других — проективному покрытию (Шалыт, 1946, 1960; Шамурин, 1960). Ширина полос в наших феноспектрах соответствует проценту участия данного вида в фитоценозе по массе в среднем за вегетационный период. Данные процента участия каждого вида, полученные во время учета урожайности в разные фазы развития (вегетация, бутонизация [колошение], цветение, плодоношение), суммировались и выводился средний процент участия каждого вида по массе в течение всей вегетации (в среднем по 12 площадкам, каждая по 1 м^2). Соответственно этому проценту определялась ширина полосы. Ширина всего феноспектра (без промежуточных пространств между полосами) была условно принята за 20 см, следовательно, один балл равен 2 мм. Для видов, участие которых по массе было менее 2.5%, ширина полосы условно принималась за 5 мм, так как на более узких полосах невозможно показать сроки прохождения фенофаз. Феноспектры сопровождаются кривыми хода минимальных температур на поверхности почвы под травостоем, показаниями влажности почв на разной глубине и общей кривой цветения.

Ритм развития изучался для отдельных ассоциаций лесного, субальпийского и альпийского поясов. Анализируя приведенные здесь четыре феноспектра (рис. 1—4), можно выделить следующие фенологические периоды развития ценозов: весна — начало, разгар, конец; лето — начало, разгар, конец; осень — начало осени, осень, поздняя осень или конец вегетации. В каждый из этих периодов луговая растительность характеризуется цветением определенных видов, которые создают особый аспект и обусловливают то или иное строение ценоза. Как фенофазы различных видов растений, так и периоды сезонного развития отдельных ассоциаций могут проходить только при определенном комплексе экологических условий. С изменением этих условий темп сезонного развития растительных сообществ меняется. Рассмотрим прохождение перечисленных выше периодов развития грузинскомятликовых ассоциаций в различных поясах.

Начало весны характеризуется появлением первых цветущих ранневесенних растений — в лесном поясе зацветает *Scilla sibirica* Andrews, в субальпийском — *Trollius patulus* Salisb. и *Fritillaria lutea* Mill., в альпийском — *Viola oreades* M. B. Травостой еще белесый от прошлогодних остатков, сквозь них начинают пробиваться зеленые побеги злаков и разнотравья.

Разгар весны. В лесном поясе наблюдается массовое цветение дикорастущих плодовых деревьев (алычи, черешни, груши, яблони и др.). Из травянистых растений цветут *Primula macrocalyx* Bunge и *Myosotis silvatica* Hoffm. Последняя создает в грузинскомятликовых ценозах голубой аспект. В субальпийском и альпийском поясах грузинскомятликовые ценозы характеризуются большей частью зеленым аспектом со слегка желтоватыми пятнами от цветущей *Alchimilla*, и только в высокотравных ценозах наблюдается ярко-золотистый аспект *Trollius patulus*.

Таким образом, в период начала и разгара весны господствует синузия ранневесенних растений. Едва показавшись из-под земли, они начинают цвести. Затем стебель растет быстрее, чем у других видов, позже

начинающих вегетировать. Слегка возвышаясь над зеленеющим ковром, яркие цветки ранневесенних растений находятся всегда в первом ярусе, свободные от малейшего затенения.

Конец весны—начало лета хорошо разграничены только в лесном поясе; в субальпийском и альпийском они, накладываясь один на другой, сливаются вместе. Этот период характеризуется цветением растений из синузии летнецветущего среднерослого разнотравья, а также продолжением цветения ранневесенних растений. Последние продолжают расти, не отставая в росте от вновь вступающих в фазу цветения видов. Зацветают *Geranium silvaticum* L., *Polygonum carneum* C. Koch, начинают колоситься злаки. Преобладают розово-лиловые тона.

В лесном поясе начало лета знаменуется зацветанием растений из синузии летнецветущих видов I яруса *Valeriana colchica* Utkin, *Symphytum asperum* Lepech., *Chaerophyllum aureum* Schmalh., *Campanula latifolia* L. и др. Аспект становится пестрым, ярусность более выраженной. Все цветущие виды находятся в I—II ярусах.

Разгар лета. Во всех ассоциациях лесного и субальпийского поясов разгар лета, апогей развития растительности, совпадает со временем наибольшего прогревания воздуха. Цветет максимальное число видов, и кривая цветения достигает своей кульминационной точки. Зацветают летнецветущие злаки — *Zerna variegata* Gr., *Poa iberica* F. et Mey., *Milium schmidtianum* C. Koch, *Dactylis glomerata* L. и др. Начинает колоситься *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth. К концу периода зацветает *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. Из разнотравья цветут все летние виды. Зацветают типичные представители крупнотравья — *Heracleum asperum* M. B., *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) Bobr., *Senecio platyphylloides* Somm. et Levier, а в конце периода — *Cirsium dealbatum* M. B. Аспект пестрый. На ярко-зеленом фоне разбросаны желтые, розовые, лиловые, белые и коричневые пятна и мазки различных тонов и оттенков. Травостой достигает в субальпийском поясе 1.5 м высоты.

Конец лета характеризуется массовым цветением высокотравных позднелетних видов — *Cephalaria gigantea*, *Senecio platyphylloides*, *Cirsium dealbatum*. Зацветают *Chamaenerium angustifolium* (L.) Scop. и *Centaurea phrygia* L. Большинство летнецветущих злаков и разнотравья в это время уже отцветает, кривая цветения идет вниз. У ранневесенних видов созревают семена, надземные органы начинают постепенно отмирать. В аспекте преобладают желтые (*Cephalaria*, *Senecio*) и коричневые (метелки злаков) тона. Травостой достигает своей максимальной высоты.

Начало осени. Высокотравные виды постепенно заканчивают свое развитие. Только у *Cirsium dealbatum* наблюдается еще массовое цветение. Зацветают осенние виды *Gentiana*, но большинство видов растений отцветает. Кривая цветения продолжает спускаться вниз. У большинства растений начинают созревать семена, у некоторых появляется осенняя окраска листьев. У видов *Geranium* и *Polygonum* они окрашиваются в ярко-красные тона, у *Betonica grandiflora* Willd. видов *Heracleum* и *Chaerophyllum* и др. — в желтые.

Рис. 1. Фенологический спектр высокотравной грузинскомятликово-разнотравной ассоциации на стационаре Б. Бамбак, субальпийский пояс (поляна Порт-Артур, 1950 м над ур. м., с.-з. склон, площадка IIIa), 1959 г.

А — минимальные температуры на поверхности почвы под травостоем и влажность почвы (в процентах от абсолютно сухого веса): *косая штриховка* — 0—20 см; *горизонтальная штриховка* — 20—40 см; *Б* — кривая цветения и урожай сырой массы (с 1 $м^2$): *горизонтальная штриховка* — злаки; *черный цвет* — осоки; *косая штриховка* — разнотравье; *В* — феноспектр: *1* — *Trollius patulus* Salisb. (10.2), *2* — *Alchemilla* sp. (0.5), *3* — *Geum rivale* L. (0.4), *4* — *Geranium silvaticum* L. (12.5), *5* — *Ranunculus caucasicus* M. B. (7.9), *6* — *Chaerophyllum millefolium* DC. (1.9), *7* — *Rumex arifolius* All. (6.3), *8* — *Rumex alpinus* L. (2.3), *9* — *Polygonum carneum* C. Koch (0.3), *10* — *Valeriana colchica* Utk. (3.7), *11* — *Betonica grandiflora* Willd. (0.1), *12* — *Poa iberica* Fisch. et Mey. (17.8), *13* — *Heracleum trachyloma* Fisch. et Mey. (4.9), *14* — *Knautia* sp. (0.3), *15* — *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) Bobr. (21.1), *16* — *Senecio platyphylloides* Somm. et Levier (7.3), *17* — *Centaurea phrygia* L. (0.8), *18* — *Veratrum lobelianum* Bernh. (1.6). *В скобках* указан процент участия по массе. *а* — вегетация, *б* — бутонизация, колошение, *в* — цветение, *г* — созревание семян, *д* — осыпание семян, *е* — осенняя окраска, *ж* — засыхание, период покоя.

А

°C

10
8
6
4
2
0

Влажность почвы, %

80
60
40
20
0

Б

2401
1659
685

Число видов

12
10
8
6
4
2

Июнь | Июль | Август | Сентябрь

1 7 11 16 21 24 | 1 3 7 13 17 23 | 4 10 19 23 28 | 4

В

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18

а б в г д е ж

В альпийском поясе начало осени накладывается на предыдущий период. Разнотравье все отцвело, но летние злаки продолжают цвести. Для них характерно более растянутое цветение, обусловленное низкими температурами и более суровыми условиями альпийского пояса в целом (Храмцова, 1965). Нередко случающиеся в конце августа заморозки побивают цветущие экземпляры злаков — генеративные побеги их желтеют и засыхают, в то время как побеги, которые прошли фазу цветения в дни без отрицательных температур, продолжают свой цикл развития.

Осень. Созревают семена разнотравья и злаков. Цветут лишь единичные экземпляры *Gentiana, Centaurea phrygia, Cirsium dealbatum*, а иногда и *Calamagrostis*. Вся растительность принимает осеннюю окраску, увеличивается число отмирающих видов. Аспект луга становится бурым.

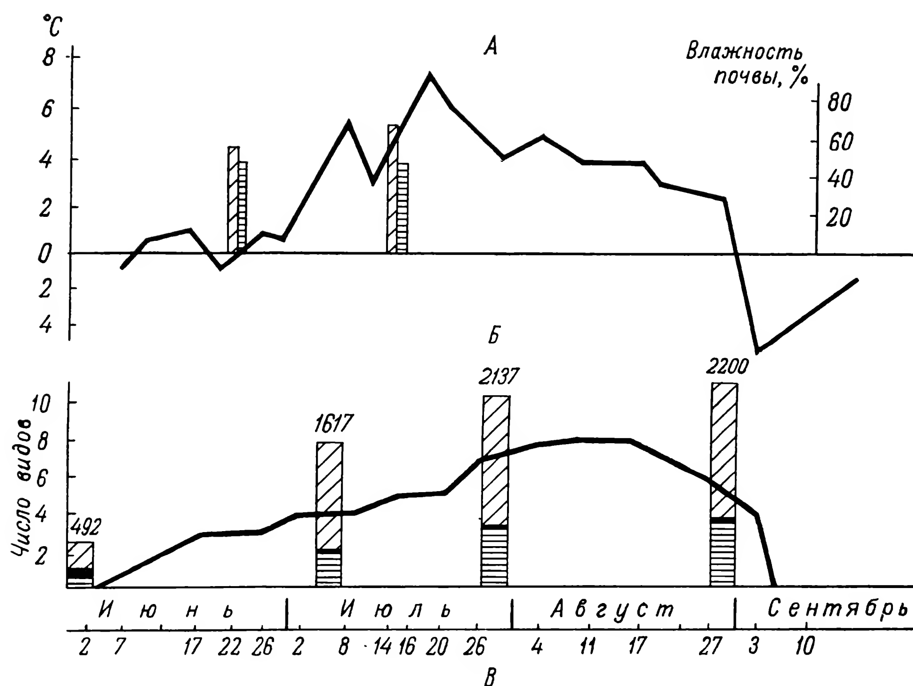
Поздняя осень — конец вегетации. Большинство видов растений отмерло. Зеленый цвет сохранился только у злаков в нижней их части до высоты 10—15 см. Из цветущих видов лишь изредка встречается *Gentiana septemfida* Pall., которая создает резкий контраст с поблекшей и побуревшей, ставшей безжизненной растительностью.

Сравнивая ход фенологического развития в лесном, субальпийском и альпийском поясах, мы видим, что в различных группах ассоциаций фенологические периоды в отношении аспектов и по срокам их прохождения выражены по-разному. В лесном поясе в разгаре весны преобладает голубой аспект от цветущих *Myosotis* и *Veronica*. В субальпийском поясе, на местах с долго задерживающимся снегом по склонам северной экспозиции с высокотравными ценозами, золотистый аспект создают ярко цветущие головки *Trollius*. Летом здесь наблюдается наибольшая красочность и пестрота аспектов, а также частота их смен. В разнотравно-грузинскомятликовых ассоциациях субальпийского пояса с травостоем средней высоты весной преобладает зеленый аспект, летом — розовые тона от *Geranium silvaticum* и *Polygonum carneum* C. Koch. Наконец, в злаково-грузинскомятликовых ассоциациях альпийского пояса на протяжении всего вегетационного периода сохраняется большей частью зеленый аспект. Изредка его оживляют отдельно цветущие растения, которые обычно не создают фона.

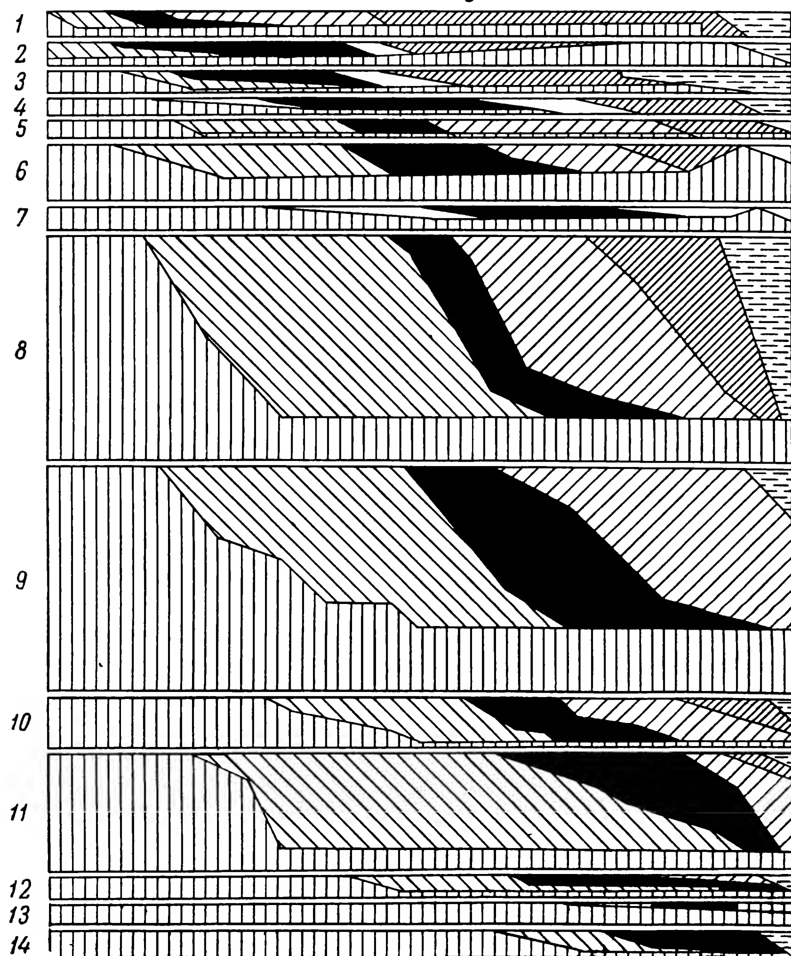
Разница в сроках прохождения фенологических периодов в различных поясах наблюдается главным образом в периоды весны и лета (см. таблицу). С повышением местности над уровнем моря, в связи с тем, что безморозный период наступает позднее, периоды весны и лета запаздывают. В средней части лесного пояса весна начинается в апреле, в субальпийском — в мае, в альпийском — в июне. Даже на одной и той же высоте над уровнем моря на участках, близко расположенных друг от друга, но отличающихся в микроклиматическом отношении, фенологическое развитие отдельных видов и ассоциаций в целом в весенне-летние периоды может изменяться в пределах нескольких дней. Например, на северо-западном склоне с мятликовым ценозом (см. таблицу, площадка III) весенне-летние периоды наступают на 3—4 дня позднее, чем на более сухой и лучше прогреваемой вершине бугра с вейниковой ассоциацией, и на 3—5 дней раньше чем в понижении с высокотравной ассоциацией (площадка IIIa), отличающейся более поздним снеготаянием и более низкими температурами (Храмцова, 1966).

Рис. 2. Фенологический спектр высокотравной грузинскомятликово-разнотравной ассоциации на стационаре Б. Бамбак (2035 м над ур. м., южный склон, площадка IVa), 1959 г.

А — минимальные температуры на поверхности почвы под травостоем и влажность почвы (в процентах от абсолютно сухого веса); *Б* — кривая цветения и урожай сырой массы (с 1 м^2); *В* — феноспектр: *1* — *Alchemilla* sp. (0.6), *2* — *Geum rivale* L. (3.0), *3* — *Symphytum asperum* Lepech. (1.4), *4* — *Geranium silvaticum* L. (2.3), *5* — *Zerna variegata* Nevski (0.3), *6* — *Valeriana colchica* Utk. (7.4), *7* — *Lathyrus pratensis* L. (0.7), *8* — *Poa iberica* Fisch. et Mey. (29.9), *9* — *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) Bobr. (30.2), *10* — *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. (6.6), *11* — *Cirsium dealbatum* (14.9), *12* — *Chamaenerion angustifolium* Scop. (0.1), *13* — *Sedum* sp. (1.8), *14* — *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (0.8). Условные обозначения те же, что на рис. 1.



°C
A
Влажность почвы, %
8
6
4
2
0
2
4
80
60
40
20
Б
492
1617
2137
2200
Число видов
10
8
6
4
2
Июнь
Июль
Август
Сентябрь
2 7 17 22 26 2 8 14 16 20 26 4 11 17 27 3 10



В
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14

На сроки наступления весенних периодов большое влияние оказывает экспозиция склона. Так на высоте 2035 м над ур. м. в субальпийском поясе на юго-восточном склоне разгар весны наступает на 5 дней раньше чем на северо-западном.

Осень во всех поясах наступает одновременно в связи с одновременным похолоданием на разных высотах и проходит в одни и те же сроки независимо от высоты над уровнем моря, экспозиции склона и прочих условий (вторая половина августа—сентябрь).

Ход фенологического развития злаково-грузинскомятликовых ассоциаций альпийского пояса отличается от разнотравно-грузинскомятликовых. Для разнотравно-грузинскомятликовых ценозов характерна одновершинная кривая цветения (рис. 1, 2). Апогей фенологического развития травостоя наблюдается в разгар лета и совпадает с наиболее высокими температурами. В этот период наблюдается и максимальный урожай травостоя. Исключением является группа высокотравных ассоциаций, в составе которой имеется синузия позднелетнего и осеннецветущего разнотравья, апогей развития растительности и наибольший урожай травостоя в ней не совпадает с наибольшими температурами воздуха, а наступает несколько позднее, в конце лета.

Для злаково-грузинскомятликовых ассоциаций альпийского пояса характерна двухвершинная кривая цветения (рис. 4). Первый максимум обусловлен цветением весеннего разнотравья, второй — пылением злаков. Депрессия кривой цветения падает на период начала лета и обусловлена тем, что весенние виды закончили свое цветение, а летние, главным образом злаки, еще не зацвели. Наибольшее число цветущих видов наблюдается, также как и в первой группе, в разгар фенологического лета, однако кульминационная точка развития ассоциаций не всегда совпадает с наивысшими показателями температурного режима и фазой цветения эдификатора, довольно часто она наступает позднее.

В высокотравных и среднетравных разнотравно-грузинскомятликовых ценозах субальпийского пояса переход от конца весны к периоду начала лета постепенный, проходит незаметно, вследствие отсутствия резко выраженных аспектов, конец весны и начало лета сливаются обычно в один период. В злаково-грузинскомятликовых ассоциациях альпийского пояса, кроме того, из-за большей продолжительности фазы пыления злаков сливаются в один период конец лета и начало осени. Таким образом, число фенологических периодов с высотой сокращается.

Заметной разницы в смещении или продолжительности прохождения фенологических периодов в течение 1959—1961 гг. не было отмечено. Это объясняется тем, что эти 3 года характеризовались довольно сходными метеорологическими условиями в вегетационный период, близкими показателями по температурному режиму, количеству осадков, влажности почв и др. (Храмцова, 1966).

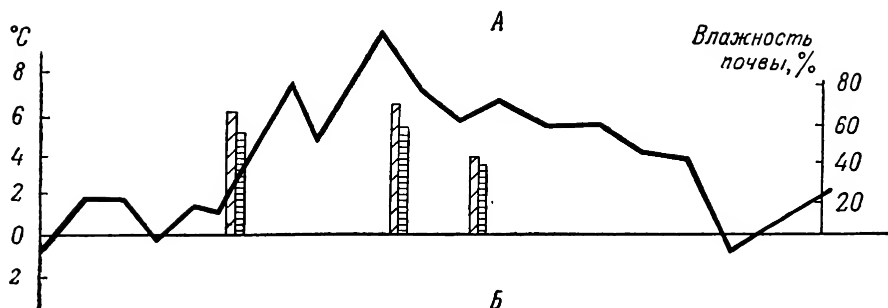
Выводы

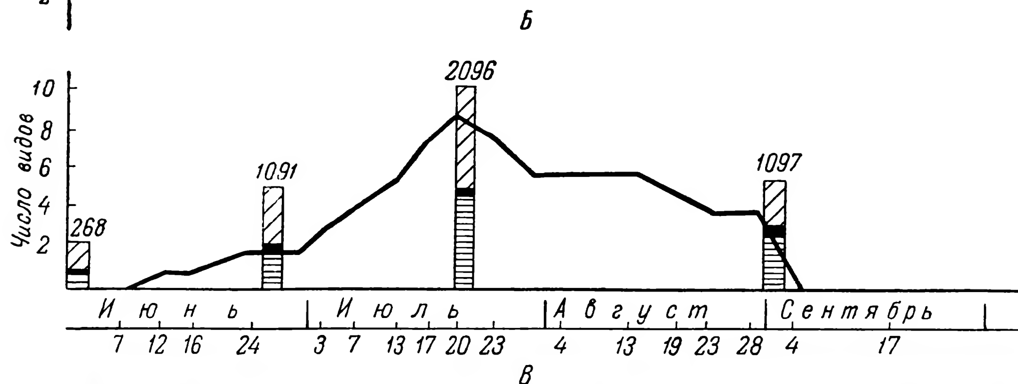
1. С повышением местности над уровнем моря число фенологических периодов сокращается.

2. Разница в сроках прохождения фенологических фаз в различных высотных поясах наблюдается главным образом в периоды весны и лета.

Рис. 3. Фенологический спектр разнотравно-тростниковидно-вейниковой грузинскомятликовой ассоциации на стационаре Б. Бамбак (поляна Порт-Артур., площадка III, 1950 м над ур. м.), 1959 г.

А — минимальная температура на поверхности почвы под травостоем и влажность почвы (в процентах от абсолютно сухого веса); *Б* — кривая цветения и урожай сырой массы (с 1 м²); *В* — феноспектр: *1* — *Alchemilla* sp. (0.4), *2* — *Geranium silvaticum* L. (12.5), *3* — *Polygonum carneum* C. Koch (4.1), *4* — *Valeriana colchica* Utk. (1.8), *5* — *Betonica grandiflora* Willd. (19.4), *6* — *Zerna variegata* Nevski (0.3), *7* — *Lathyrus pratensis* L. (1.7), *8* — *Poa iberica* Fisch. et Mey. (22.9), *9* — *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) Bobr. (15.5), *10* — *Calamagrostis arundinacea* Roth (20.3), *11* — *Veratrum lobelianum* Bernh. (0.1). Условные обозначения те же, что на рис. 1.





В

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11

№ площадки	Ассоциация	Высота над ур. м. (в м)	Экспозиция	Год наблюдений	апрель (1, 10, 20)	май (1, 10, 20)	июнь (1, 10, 20)	июль (1, 10, 20)	август (1, 10, 20)	сентябрь (1, 10, 20)	октябрь (1, 10, 20)
I	Разнотравно-грузинскомятликовая	1230	Ю-З	1959	н. в	р. в, к. в	н. л	р. л	к. л, н. о	о	к. о
II	Грузинскомятликово-разнотравная	1850	С-З	1959			н. в, р. в	к. в—н. л, р. л	к. л, н. о	о	к. о
IIIa	Высокотравная разнотравно-грузинскомятликовая	1950	С-З	1959			н. в, р. в	к. в—н. л, р. л	к. л, н. о	о	к. о
				1960				р. л	к. л, н. о	о	
IVa	Высокотравная разнотравно-грузинскомятликовая	2035	Ю	1959		н. в	р. в	к. в—н. л, р. л	к. л, н. о	о	
				1960				р. л	к. л, н. о	о	
III	Разнотравно-тростниковидновейниково-грузинскомятликовая	1950	С-З	1959		н. в	р. в	к. в—н. л, р. л	к. л, н. о	о	к. о
				1960			р. в	к. в—н. л, р. л	к. л, н. о	о	
IV	Разнотравно-грузинскомятликовая	2035	С-З	1959		н. в	р. в	к. в—н. л, р. л	к. л, н. о	о	
				1960				р. л	к. л, н. о	о	
V	Осоково-злаково-грузинскомятликовая	2235	З	1959		н. в	р. в	к. в—н. л	р. л, к. л—н. о	о	
				1960			р. в	к. в—н. л	р. л, к. л—н. о	о	
VI	Злаково-грузинскомятликовая	2230	В	1959		н. в	р. в	к. в—н. л	р. л, к. л—н. о	о	
				1960				к. в—н. л	р. л, к. л—н. о	о	

н. в — начало весны, р. в — разгар весны, к. в — конец весны, н. л — начало лета, р. л — разгар лета, к. л — конец лета, н. о — начало осени, о — осень, к. о — поздняя осень — конец вегетации.

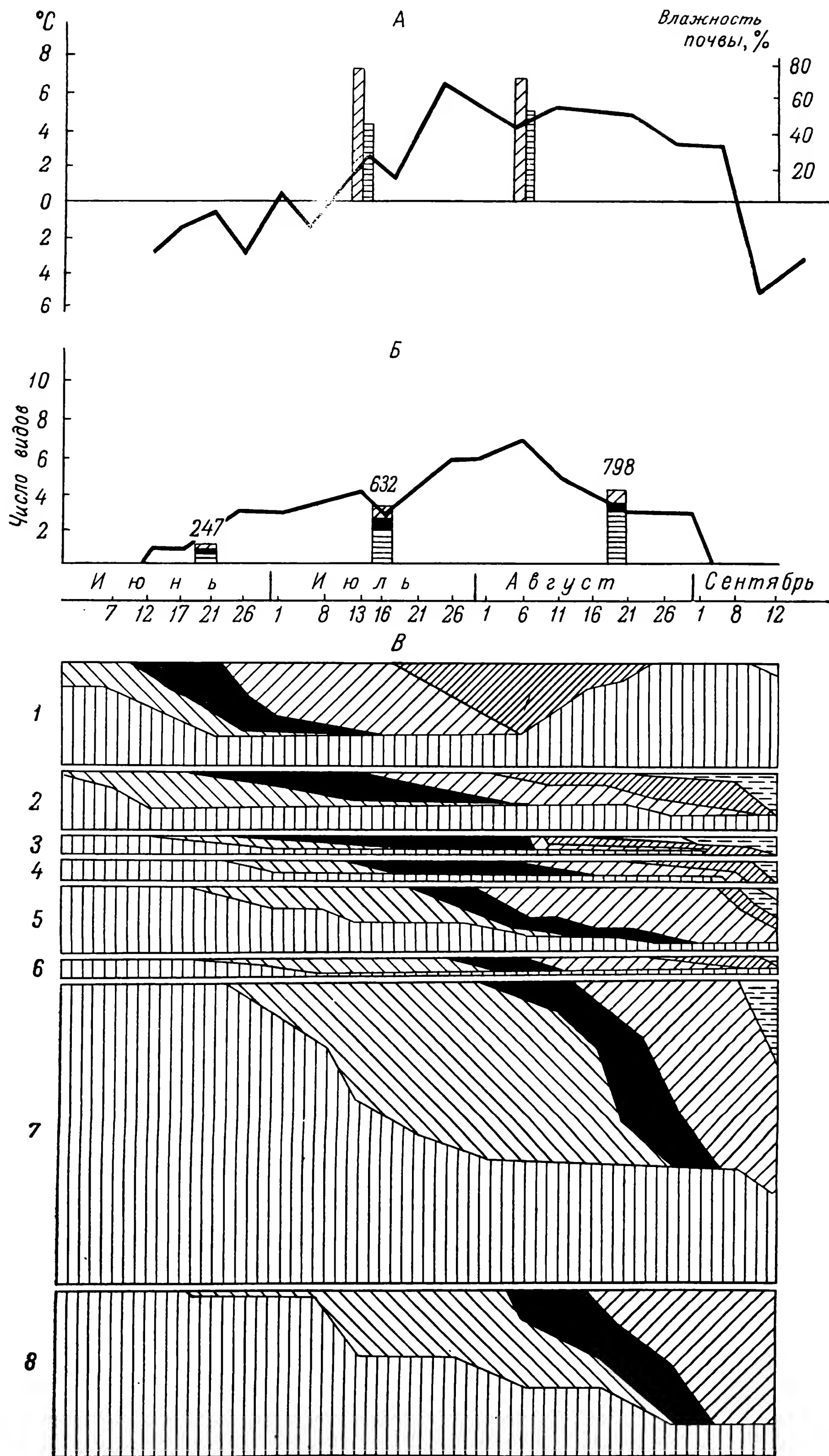


Рис. 4. Фенологический спектр осоково-злаково-грузинскомятликовой ассоциации на стационаре Б. Бамбак (альпийский пояс, 2235 м над ур. м., зап. склон, площадка V), 1959 г.

А — минимальные температуры на поверхности почвы под травостоем и влажность почвы (в процентах от абсолютно сухого веса); *Б* — кривая цветения и урожай сырой массы (с 1 м²); *В* — феноспектр: *1* — *Carex dacica* Heuff. (13.9), *2* — *Alchemilla* sp. (8.0), *3* — *Polygonum carneum* C. Koch (2.7), *4* — *Geranium silvaticum* L. (0.7), *5* — *Zerna variegata* Nevski (9.1), *6* — *Festuca varia* Haenke (0.4), *7* — *Poa iberica* Fisch. et Mey. (42.27), *8* — *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. (23.0). Условные обозначения те же, что на рис. 1.

Осенние периоды развития растений наступают во всех поясах почти одновременно.

3. Между группами грузинскомятликовых ассоциаций наблюдаются различия в сроках прохождения фенологических периодов и аспектах.

В разнотравно-грузинскомятликовых ассоциациях наблюдается одновершинная кривая цветения, в злаково-грузинскомятликовых ассоциациях альпийского пояса — двухвершинная. Ход фенологического развития и сезонная динамика урожайности зависят от их синузиального строения. Максимальный урожай растительной массы наблюдается обычно в период одновременного цветения наибольшего числа видов.

ЛИТЕРАТУРА

Бейдеман И. Н. (1954). Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. — Лучник З. И. (1935). Фенологические наблюдения над растительностью р. Супутинки. Тр. Дальневосточн. ФАН СССР, сер. бот., I. — Наринян С. Г. (1939). Некоторые данные по фенологии высокогорной растительности Армении. В сб.: «Тр. молодых научных работников, посвященные XX годовщине ленинско-сталинского комсомола», Ереван. — Наринян С. Г. (1959). О некоторых особенностях фенологии альпийских ковров на горе Арагез. Изв. АН АрмССР, биолог., XII. — Нахуцришвили Г. Ш. (1958). Фенологическое развитие субальпийских лугов Лагодехского заповедника. Тезисы X науч. конф. аспир. и молодых научных работн. — Семенова А. М. (1939). Фенологическое развитие субальпийских лугов Юго-Осетии. Сов. бот., 4. — Храмцова Н. Ф. (1965). Изменение ритма развития мятлика *Poa iberica* Fisch. et Mey. в зависимости от высоты над уровнем моря на Западном Кавказе. Бот. журн., 50, 12. — Храмцова Н. Ф. (1966). Изменение строения и урожайности грузинскомятликовых ассоциаций в горных условиях Северо-Западного Кавказа. Тр. Тебердинск. гос. заповедн., V. — Шалыт М. С. (1946). О фенологических спектрах. Сов. бот., XIV, 4. — Шалыт М. С. (1960). Стационарные фенологические наблюдения над растительностью и построение фенологических спектров. В сб.: Труды фенологического совещания, Л. — Шамурин В. Ф. (1960). Сезонный ритм и экология цветения растений бухты Тикси. В сб.: Труды фенологического совещания. Л.

Тебердинский государственный заповедник,
Ставропольский край,
курорт Теберда.

(Получено 1 IV 1966).

УДК 531.3 : 631.175 : 581.526.45

И. В. Сырокомская

СЕЗОННАЯ И РАЗНОГОДИЧНАЯ ДИНАМИКА ПРОДУКТИВНОСТИ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ ЗЛАКОВО-РАЗНОТРАВНО-МАНЖЕТКОВОГО СООБЩЕСТВА

С 1 рисунком

I. V. SYROKOMSKAYA. SEASONAL AND FROM YEAR-TO-YEAR DYNAMICS OF THE SUPERTERRANEAN PHYTOMASS IN A GRASSES-FORBS-ALCHEMILLA COMMUNITY

В статье освещаются данные по динамике продуктивности надземной фитомассы злаково-разнотравно-манжеткового сообщества. Исследования проводились в течение четырех лет в Валдайском районе Новгородской области в различные по метеорологическим условиям годы.

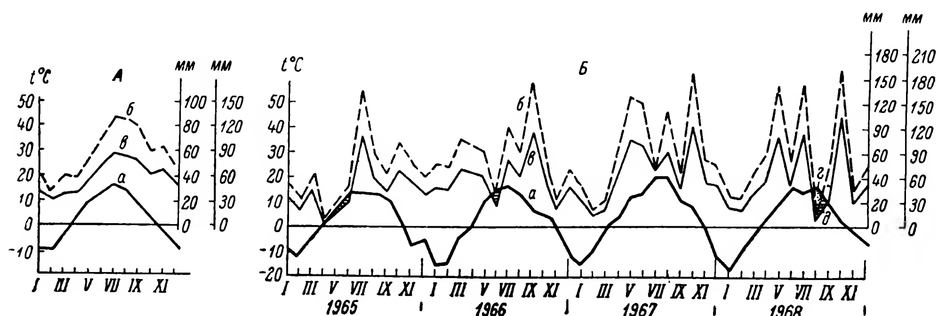
Учитывался не только вес каждого вида, но и количество побегов и листьев, а также определялась вертикальная структура травостоя.

Наши стационарные исследования проводились в Валдайском районе Новгородской области на территории Валдайской научно-исследовательской гидрологической лаборатории (ВНИГЛ) в течение четырех лет (1965—1968 гг.). Участок изучавшегося злаково-разнотравно-манжеткового сообщества находится в Логу Таежном в 2 км на юго-восток от берега Валдайского озера.

Валдайский физико-географический район расположен в одном из центральных участков Валдайской возвышенности и лежит в зоне хвойно-широколиственных лесов. Рельеф сильно пересеченный, высота холмов достигает 280—300 м над ур. м., относительная высота их около 40—60 м.

Климат Валдайской возвышенности является наиболее влажным на всем северо-западе СССР. В г. Валдае за год выпадает 708 мм осадков, в то время как в г. Новгороде на расстоянии 150 км, но расположенном в Приильменской низине — только 570 мм. Лето умеренно теплое (средняя t° июля +16.5°) и достаточно влажное, зима умеренно холодная (средняя t° января —9.4°).

Число дней со средней суточной температурой воздуха выше 5° (с третьей декады апреля по вторую декаду октября) 165, а выше 10° (со второй декады мая по начало второй декады сентября) 115—120. Период без заморозков длится 110—130 дней. Устойчивый снежный покров устанавливается в конце ноября, продолжительность его залегания до



Климадиаграмма (по Госсену—Вальтеру).

А — среднемноголетние; *Б* — средние по годам (по данным Валдайской метеостанции Новгородской области). *а* — средние месячные температуры; *б* — месячные суммы осадков (1°: 2 мм); *в* — месячные суммы осадков (1°: 3 мм); *г* — период засухи; *д* — полузасушливый период.

140 дней, высота до 35—45 см. По метеорологическим условиям все 4 года заметно отличались между собой (табл. 1, см. рисунок).

Первый год исследований (1965) выделялся сухой и холодной весной и холодным и влажным летом: в апреле выпало всего 5.5 мм осадков, а в мае 17.1 мм, по сравнению с 38 и 55 мм средними многолетними; среднемесячная температура воздуха в апреле была 1.2°, а в мае 7.2° (против 2.7 и 10.1° соответственно); июнь был почти на 1° теплее = 14.8°, при 13.9° средней многолетней и суше (32.7 против 73 мм средних многолетних). Июль и август, наоборот, были холоднее и влажнее обычного. Второй год (1966) отличался теплой и влажной весной и жарким и умеренно влажным летом с засушливым периодом в июне и июле (с 1 июня по 14 июля выпало всего 43.1 мм). Третий год (1967) характеризовался теплой и влажной весной и довольно жарким и относительно сухим летом. В четвертый год наблюдений (1968) весна была умеренно теплая и достаточно влажная, июнь был жарче и суше обычного, зато июль отличался холодной (13.9 против 16.5° средней многолетней) и влажной погодой; август, наоборот, был исключительно жарким (средняя t°=16.9 против 14.4° средней многолетней) и сухим (17.9 осадков против 86 мм средних многолетних).

Наши наблюдения над растительностью луга проводились на поляне среди массива ельника кисличника зеленчукового (Piceetum oxalidoso-herbosum) в злаково-разнотравно-манжетковом сообществе, развитом на дерновой скрытоподзолистой супесчаной почве, подстилаемой моренной супесью.

Луга с господством манжетки довольно широко распространены как в Валдайском районе, так и на всем северо-западе. Луговые сообщества

ТАБЛИЦА 1

Среднемесячные температуры воздуха и количество осадков по данным Валдайской метеостанции

Месяц	Температуры воздуха (в °С)					Осадки (в мм)				
	средняя многолетняя	1965	1966	1967	1968	средние многолетние	1965	1966	1967	1968
I	−9.4	−8.6	−13.6	−14.7	−17.4	40	33.4	50.5	35.3	27.1
II	−9.2	−10.8	−12.1	−8.9	−8.5	33	21.1	49.6	16.4	25.0
III	−5.0	−4.4	−2.0	0.3	−2.2	40	43.1	70.7	23.1	45.8
IV	2.7	1.2	3.0	4.3	3.7	38	5.5	66.7	65.8	59.0
V	10.1	7.2	12.9	13.7	9.4	55	17.1	62.3	106.6	116.3
VI	13.9	14.8	16.5	14.8	16.5	73	32.7	28.9	101.5	54.9
VII	16.5	14.5	17.4	16.0	13.9	87	108.2	83.2	46.5	118.0
VIII	14.4	14.0	14.5	16.2	16.9	86	59.9	61.4	96.1	17.9
IX	9.5	11.8	8.0	11.0	10.4	78	42.9	116.8	45.5	51.0
X	3.4	3.4	5.1	8.1	1.9	60	68.7	60.9	125.7	144.0
XI	−2.3	−7.3	−0.8	1.1	−2.7	67	51.0	23.8	57.1	32.0
XII	−7.4	−3.8	−10.4	−10.4	−5.5	51	41.6	46.7	53.3	48.0
Год	3.1	2.7	3.2	4.3	3.0	708	525.5	721.5	772.9	739.0

с преобладанием разнотравья, в котором доминирует манжетка, довольно часто встречались в районе исследования. По собранным нами материалам, в составе их травостоя насчитывается 83 вида цветковых растений, из них 11 видов злаков, составляющих от 25 до 40% от общего веса травостоя; 5 видов осоковых (1—2%), 8 видов бобовых (5—10%) и 59 представителей разнотравья, на долю которых приходится от 50 до 65% по весу. Однако закономерности их динамики и развития недостаточно выявлены в нашей зоне, поэтому мы решили подробно исследовать их.

Изучавшийся нами участок луга использовался только в качестве сенокоса, однократное скашивание производилось ежегодно в середине июля, когда основная масса компонентов находилась в фазе плодоношения.

Флористический состав сообщества насчитывал 60 видов цветковых растений, из них 10 видов злаков, 4 осоковых, 5 видов бобовых, 41 вид разнотравья и 4 вида мхов.

Доминантом сообщества являлась *Alchemilla baltica*.

Большое участие в сложении травостоя также принимали *Veronica chamaedrys*, *Geranium silvaticum*, *Plantago lanceolata*, *Ranunculus acer*.

Злаковую основу в течение четырех лет наблюдений составляли *Anthoxanthum odoratum, Calamagrostis epigeios, Dactylis glomerata, Poa angustifolia*, *Briza media*.

Из бобовых произрастали *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Vicia cracca*.

Структура травостоя характеризовалась четырехъярусным строением. Высота ярусов определялась по генеративным побегам. I ярус, высотой 80—100 см, образован генеративными побегами верховых злаков *Dactylis glomerata*, *Calamagrostis epigeios*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*. Из разнотравья в него входили *Rumex acetosa*, *Centaurea jacea*, *Anthriscus silvestris*; сомкнутость яруса 25%. II ярус, высотой 40—50 см, более сомкнутый (60%), был составлен генеративными побегами низовых злаков *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis tenuis*, а также *Ranunculus acris*, *Geranium silvaticum*, *Leontodon hispidus* и др.; III ярус, высотой 10—35 см, самый сомкнутый (90%), состоял из *Alchemilla baltica*, *Veronica chamaedrys*, *Achillea millefolium* и др.; ярус мхов образовали *Rhodobryum roseum*, *Hylocomium proliferum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Mnium cuspidatum*, покрытие 60—80%. Травостой сообщества был довольно однородный, общее проективное покрытие составляло 90—100%.

Методика и задача исследований

Задача наших исследований состояла в том, чтобы выявить структурные особенности злаково-разнотравно-манжеткового сообщества, а также значение, ритм развития и продукцию слагающих его доминирующих видов как в сезонной, так и разногодичной динамике в различных погодных условиях.

Описание растительности проводилось с учетом обилия вида по шкале Друде и глазомерно, в процентах по весу; кроме того, определялась встречаемость видов методом Раункиера с одновременным учетом глазомерного участия видов в процентах по весу, в 25-кратной повторности (Макаревич, 1964).

При учете фитомассы у поверхности почвы срезались укосы с площади 50×50 см, в 4-кратной повторности, которые разбирались по видам, отдельно подсчитывалось число генеративных и вегетативных побегов и листьев, а затем они взвешивались в воздушно-сухом состоянии.

В 1965, 1967 и 1968 гг. учет травостоя производился 2 раза в сезон — в середине июня, в период интенсивного роста и развития растений, что совпадает со временем массового цветения доминанта сообщества (манжетки), и в конце августа, когда производился учет отавы.

В 1966 г. фитомасса учитывалась иначе (4 раза за вегетационный сезон): первый срок, как всегда, в период массового цветения манжетки (20 VI); второй срок (25 VII) в период максимального развития травостоя и массового цветения нивяника *Leucanthemum vulgare*, создающего аспект; третий срок (17 VIII) в конце вегетации растений и в четвертый раз — в начале сентября снималась отава укоса, срезанного в первый срок. Кроме того, для определения вертикального строения травяного покрова срезались специальные укосы (в 1965, 1967 и 1968 гг. 1 раз в сезон, в период цветения доминанта, а в 1966 г. еще 1 раз в июле, во время массового цветения нивяника, создававшего аспект), укосы разбирались по агроботаническим группам (злаки, осоковые, бобовые, разнотравье). Фитомасса каждой группы разрезалась на «ярусы» 0—5 см, 5—10 см, а выше через каждые 10 см, затем определялся их объем, а после высушивания — вес.

В течение двух вегетационных периодов регулярно, через каждые 3—7 дней, велись фенологические наблюдения за определенными экземплярами наиболее распространенных видов растений, отмеченными по трансекту колышками. Это позволило установить ритм развития этих видов, количество генераций побегов и листьев, а также непосредственную связь развития видов с метеорологическими условиями.

Сезонная динамика фитоценоза

Для рассматриваемого сообщества в течение всего вегетационного периода характерно постоянное участие в травостое доминанта сообщества *Alchemilla baltica*; фитомасса ее в укосе I срока составляла 22% от общего веса травостоя, в укосе II срока — 9.4%, в укосе III срока — 14.8 и в сентябрьской отаве — 14.8% (табл. 2); содоминанты, как-то *Veronica chamaedrys*, соответственно 9.9; 14.7; 7.8; 6.5%,[1] *Plantago lanceolata* — 9.9; 10.8; 8.1; 15.1%, также не имели большой разницы в весе в отдельные периоды сезона. Выделяется *Leucanthemum vulgare*, имевший наибольшую фитомассу в период своего массового цветения (25 VII) (в укосе I срока его вес составлял 1.4%, в укосе II срока — 9.3%, в укосе III срока — 1.6%, в отаве — 2.6%). Из злаков наиболее постоянное обилие было у душистого колоска — 4.1; 4.8; 3.9; 2.2%, у полевицы обыкновенной — 1.5; 1.5; 2.2; 0.8%, ежи сборной — 0.7; 0.6; 1.1; 0.9%.

Фитомасса злаков как по абсолютному весу, так и в процентном отношении мало изменялась. В укосе I срока масса их равнялась 21.8 г, что составляло 11.8% от общего веса травостоя, во второй срок — 25.0 г= =16.0%, в укосе третьего срока — 28.7 г=11.7%, в отаве — 13.9 г=11.1% (табл. 2).

С наступлением периода засухи, продолжавшегося с начала июня и до середины июля 1966 г., продукция фитомассы снизилась (20 июня она равнялась 185 г/м^2, 25 июля — 150 г/м^2) за счет уменьшения количества побегов и листьев, так как часть их засохла, и отрастание новых побегов и листьев было очень незначительным. Дожди, выпавшие во второй половине июля и в августе, способствовали значительному увеличению

[1] Степень участия вида в сложении травостоя показана четырьмя числами — по срокам срезания (укосы I—II—III срока и отава) в процентах к общему весу образца с $^1/_4$ м^2, среднее из 4-кратной повторности.

побегообразования и отрастания листьев, что значительно повысило продукцию сообщества (до 244 г/м^2) к 17 VIII.

Засушливый период особенно отрицательно сказался на продукции розеточных растений, в частности манжетки, листья которой начали желтеть и сохнуть уже в конце июня, что показали специальные наблюдения за ростом и развитием отдельных растений. Засохшие листья опадали, рассыпались и не попадали в укос, что и явилось причиной снижения общего запаса фитомассы. В середине и конце июля на наблюдаемых растениях оставалось по 1—2 зеленому и 1—3 желтому листьям, в то время как 14—20 июня и 12—19 августа на тех же самых экземплярах растений насчитывалось уже по 5—7 зеленых листьев. Подобное явление наблюдалось и у *Lentodon hispidus*, у отмеченных растений к 19—25 июля было 2—4 зеленых листа в розетке, а к 17 августа количество их увеличилось до 5—6. У *Plantago lanceolata* также часть листьев начала засыхать к 11—19 июля, а после дождей наблюдалось отрастание. То же самое происходило и с *Geranium silvaticum*, только у нее не было такого интенсивного отрастания после дождей, как у манжетки. У злаков, например у *Anthoxanthum odoratum*, нижние листья на генеративных побегах начали засыхать 27 июня, а генеративные побеги засохли к 11 июля, но сохранились в сухом состоянии до 20 августа. Новые вегетативные побеги и листья начали отрастать после дождей в начале августа. О снижении зеленой массы на косимой степи в июле под влиянием неблагоприятных погодных условий неоднократно упоминает А. М. Семенова-Тян-Шанская (Семенова-Тян-Шанская и Н. И. Никольская, 1960; Семенова-Тян-Шанская 1960 г., 1966 г. и др.).

Данные, полученные при подсчете побегов и листьев на 1 м^2, наглядно еще раз подтверждают отрицательное влияние засухи. Например, у *Alchemilla baltica* в укосе I срока (табл. 2) было 130 генеративных побегов и 288 листьев, во II срок 17/(166),[1] в III — 56/(524) и в отаве — 2/(447), у *Achillea millefolium* соответственно 0/(152), 0/(108), 0/(228) и 0/(264), у *Geranium silvaticum* — 9/(41), 2/(57), 1/(132) и 0/(125), у *Leontodon hispidus* — 6/(87), 1/(51), 0/(204) и 2/(161), у *Trifolium repens* — 41/(613), 18/(290), 8/(582) и 2/(658), у *Veronica chamaedrys* — 157/139, 113/174, 80/136, 0/364; у злаков влияние засухи также весьма заметно — у *Anthoxanthum odoratum* число побегов изменялось следующим образом: 72/201, 65/188, 40/392, у *Agrostis tenuis* — 18/89, 23/56 и 40/123, у *Dactylis glomerata* — 1/33, 0/24, 0/45 и 0/26. В сумме на 1 м^2 в укосе I срока было 114 генеративных и 524 вегетативных побега злаков, в укосе II срока количество их снизилось до 106/489 и в укосе III срока резко повысилось до 80/759, в отаве побегов было 2/460. Особенно показательно отрастание листьев у *Trifolium pratense* — 28/(58), 33/(41), 36/(294).

Данные табл. 3 свидетельствуют об изменениях количества листьев и их длины в разные сроки скашивания. Уменьшение числа листьев и их длины в конце июля 1966 г. подтверждает отрицательное влияние засушливого периода на рост и развитие растений и благоприятное действие дождей на увеличение их количества и величины.

В следующем году (1967), когда в мае и июне выпало достаточное количество осадков, не наблюдалось ни массового засыхания листьев, ни интенсивного их отрастания.

На всех экземплярах манжетки, отмеченных как в 1966, так и в 1967 г.,[2] в конце июня начали желтеть и засыхать по одному листу, но тут же отрастало по 1 новому листу, так продолжалось до конца августа (до конца наших наблюдений). То же самое наблюдалось и у *Plantago lanceolata*, *Leontodon hispidus*.

---

[1] В числителе находится число генеративных побегов, в знаменателе — число вегетативных на 1 м^2, число листьев заключено в скобки.

[2] Поскольку несколько экземпляров растений после перезимовывания выпало из травостоя, весной 1967 г. были приняты во внимание новые экземпляры.

ТАБЛИЦА 2

Сезонные изменения участия отдельных видов в травостое разнотравно-злаково-манжеткового сообщества в 1966 г. (на 1 м², сроки I . . . III)

Вид	Вес фитомассы (в г)				Вес фитомассы (в %)				Количество побегов и листьев			
	I	II	III	Отава	I	II	III	Отава	I	II	III	Отава
	20 VI	25 VII	17 VIII	4 IX	20 VI	25 VII	17 VIII	4 IX	20 VI	25 VII	17 VIII	4 IX
Anthoxanthum odoratum L.	7.6	7.6	9.5	2.7	4.1	4.8	3.9	2.2	72/201	65/188	40/392	0/155
Agrostis tenuis Sibth.	2.8	2.4	5.4	1.0	1.5	1.5	2.2	0.8	18/89	23/56	40/123	2/64
Briza media L.	2.7	2.9	1.2	0.7	1.5	1.8	0.5	0.6	23/37	15/65	0/106	0/18
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	3.9	5.3	4.3	4.7	2.1	3.4	1.7	3.7	0/33	0/40	0/24	0/56
Dactylis glomerata L.	1.3	0.9	2.6	1.1	0.7	0.6	1.1	0.9	1/33	0/24	0/45	0/26
Poa angustifolia L.	1.7	2.1	4.0	2.3	0.9	1.4	1.6	1.8	0/97	1/79	0/32	0/102
Другие злаки	1.8	3.9	1.7	1.4	1.0	2.5	0.7	1.1	0/34	2/37	0/37	0/39
Итого злаковых	21.8	25.0	28.7	13.9	11.8	16.0	11.7	11.1	114/524	106/489	80/759	2/460
Trifolium pratense L.	6.3	7.1	12.6	1.9	3.5	4.5	5.2	1.5	28/(58)	33/(41)	36/(294)	1/(79)
T. repens L.	8.2	2.8	5.3	4.7	4.5	1.8	2.2	3.8	41/(613)	18/(290)	8/(582)	2/(658)
Другие бобовые	2.8	0.6	0.7	0.4	1.5	0.4	0.3	0.3	—	—	—	—
Всего бобовых	17.3	10.5	18.6	7.0	9.4	6.8	7.7	5.6	—	—	—	—
Alchemilla baltica Sam. ex Juz.	40.5	14.6	36.0	18.6	22.0	9.4	14.8	14.8	130/(288)	17/(166)	56/(524)	2/(447)
Achillea millefolium L.	2.2	2.3	3.8	2.9	1.2	1.5	1.6	2.3	0/(151)	0/(108)	0/(228)	0/(264)
Geranium silvaticum L.	8.2	3.4	5.6	4.4	4.5	2.2	2.3	3.5	9/(41)	2/(57)	1/(131)	0/(125)
Leucanthemum vulgare Lam.	2.6	14.3	3.8	3.3	1.4	9.3	1.6	2.6	9/(25)	35/0	8/(82)	0/(207)
Leontodon hispidus L.	3.9	1.6	4.1	4.4	2.1	1.1	4.1	3.5	6/(87)	1/(51)	0/(204)	2/(161)
Ranunculus acris L.	6.0	6.0	4.2	3.9	3.2	3.9	1.7	3.1	17/(67)	24/(61)	1/(190)	0/(229)
Rhinanthus major L.	7.5	3.3	1.0	—	4.1	2.1	0.4	—	164/0	75/0	28/0	—
Rumex acetosa L.	0.1	0.4	—	0.3	0.1	0.3	—	0.2	0/(14)	0/7	8/24	0/(37)
Rumex acetosella L.	0.6	1.2	1.8	2.1	0.4	0.8	0.8	1.7	4/(22)	42/(2)	4/(115)	0/(333)
Plantago lanceolata L.	18.3	16.8	19.6	18.9	9.9	10.8	8.1	15.1	74/(479)	57/(535)	36/(676)	8/(1073)
Veronica chamaedrys L.	18.2	22.9	19.2	8.1	9.9	14.7	7.8	6.5	157/139	113/174	80/136	0/364
Другие виды разнотравья	25.6	16.0	31.8	9.1	13.9	10.3	13.0	7.3	—	—	—	—
Всего разнотравья	133.7	102.8	130.9	76.0	72.7	66.4	53.8	60.6	—	—	—	—
Ветошь, мох	10.9	16.9	65.6	27.8	5.5	10.7	26.8	22.1	—	—	—	—
Всего осоковых	1.2	0.2	—	0.7	0.7	0.1	—	0.6	—	—	—	—
Итого	184.9	155.8	243.8	125.4	100.0	100.0	100.0	100.0	—	—	—	—

Примечание. В числителе — число генеративных побегов, в знаменателе — число вегетативных побегов, число листьев заключено в скобки.

ТАБЛИЦА 3

Средние показатели ряда морфологических признаков у разных видов растений в последовательные сроки скашивания в 1966 г.

Вид	Морфологические признаки	20 VI $M \pm a$	25 VII $M \pm a$	17 VIII $M \pm a$
Alchemilla baltica	Количество листьев . .	$\frac{5\pm1.1}{2—7}$	$\frac{3\pm0.6}{2—5}$	$\frac{5\pm1.1}{1—7}$
	Длина листьев . . .	$\frac{8\pm3.1}{1—16}$	$\frac{8\pm2.1}{1—13}$	$\frac{8\pm3.1}{3—14}$
Geranium silvaticum	Количество листьев . .	$\frac{3\pm2}{1—8}$	$\frac{3\pm2}{1—9}$	$\frac{4\pm2}{1—10}$
	Длина листьев .	$\frac{13\pm3}{9—19}$	$\frac{12\pm4}{5—20}$	$\frac{13\pm4}{6—20}$
Plantago lanceolata	Количество листьев . .	$\frac{5\pm1}{2—6}$	$\frac{3\pm1}{2—4}$	$\frac{6\pm2}{3—13}$
	Длина листьев .	$\frac{14\pm4}{8—20}$	$\frac{13\pm5}{4—20}$	$\frac{14\pm5}{1—23}$
Dactylis glomerata	Длина листьев .	$\frac{24\pm6}{15—35}$	$\frac{16\pm7}{10—29}$	$\frac{20\pm8}{9—37}$

Примечание. *M* — среднее арифметическое, *a* — среднее отклонение, в числителе — среднее арифметическое, в знаменателе — крайние отклонения.

У герани вегетация проходила иначе, т. е. так же, как и в засушливом 1966 г. В начале июля листья начали желтеть; на некоторых экземплярах в середине июля, на других в начале августа все листья засохли, а в конце июля и середине августа начали отрастать новые листья. На части особей в течение всего вегетационного периода функционировали по 1—2 ассимилирующих зеленых листа.

Как показали наши наблюдения, различные виды растений неодинаково реагировали на засушливый период. Так, например, у *Geranium silvaticum*, *Centaurea jacea*, *Trifolium repens* и некоторых других видов ритм развития не изменялся ни в засушливую, ни во влажную погоду. У других видов, таких как *Alchemilla baltica*, *Leontodon hispidus*, *Plantago lanceolata* и других, несмотря на то что в засушливый период большая часть листьев у них засыхала, общее направление развития сохранилось. И, наконец, у *Ajuga reptans* и *Thalictrum aquilegifolium* ритм развития нарушился, при засухе все листья засохли и практически эти виды не участвовали в образовании живой надземной массы травостоя и в укосе второго срока (25 VII). Во влажный год этого явления не наблюдалось.

Исследования вертикального строения травостоя в сезонной динамике показали, что оно изменяется в зависимости от степени развития различных видов растений. Так, например, в период начала цветения душистого колоска (10 VI) максимум зеленой ассимилирующей массы у группы разнотравья, злаков и бобовых находился на уровне 5—10 см, а в период цветения нивяника (7 VII) он был сосредоточен на высоте 0—5 см у злаков и бобовых и на уровне 10—20 см у группы разнотравья. В течение вегетационного сезона 1966 г. запас фитомассы сообщества изменялся следующим образом: в укосе I срока (20 VI) зеленая масса составляла 174 г на 1 м^2, или 94.5%, на мох приходилось 4.0 г=2.2%, на ветошь и сор 6 г=3.3%, во II срок (25 VII) соответственно 139 г= =89.3%, 6.9 г=4.4% и 10 г=6.5%, в III срок (17 VIII) 178 г=73.2%, 8 г=3.3%, 57.6 г=23.8% и в отаве 97.6 г=77.9%, мох 15.1 г=12% и сор и ветошь 12.7=10.2%.

Эти данные еще раз подтверждают, что нарастание зеленой массы находится в непосредственной зависимости от погодных условий.

Однако ритм развития у большинства видов растений не меняется. Несмотря на различные метеорологические условия в течение вегетационного сезона и происходившие флюктуации злаково-разнотравно-манжеткового сообщества, доминантом сообщества постоянно оставалась манжетка (22.0; 9.4; 14.8; 14.8).

Погодичная динамика фитоценоза

В течение четырех лет исследований существенных изменений в составе травостоя сообщества не наблюдалось.

При рассмотрении изменений, произошедших в процентных соотношениях групп (табл. 4), обращает на себя внимание то, что наибольший процент злаков в составе травостоя приходился на первый и четвертый годы (в 1965 г. на 1 м^2 их было 41 г, что составляло 23.4%, в 1966 г. — 22 г=11.8%, в 1967 г. — 24 г=11.1% и в 1968 г. — 80.5 г=30.6%). По количеству генеративных и вегетативных побегов наиболее благоприятным для злаков был 1968 г., когда у них насчитывалось до 196/646 побегов на 1 м^2 (табл. 4). Наиболее постоянным обилием массы отличались полевица обыкновенная (0.9; 1.5; 1.1—0.9),[1] трясунка средняя (0.1; 1.5; 2.4; 1.3) и вейник наземный (1.3; 2.1; 3.6; 3.7). Наиболее резко менялась на протяжении сезона доля участия тех и других побегов у ежи сборной (4.9; 0.7; 1.1; 14.0%) и мятлика узколистного (10.0; 0.9; 0.6; 2.6).

Для развития бобовых самым благоприятным был 1966 г., когда содержание их в травостое достигло 9.4% (в 1965 г. было 3.0, в 1967 г. — 6.4 и в 1968 г. — 4.4%).

Все годы преобладало разнотравье, где доминантом оставалась *Alchemilla baltica* (12.7; 22.0; 20.0; 11.3%), содоминантами были *Veronica chamaedrys* (13.8; 9.9; 9.2; 10.1%) и *Plantago lanceolata* (7.8; 9.9; 11.2; 12.0%), фенофазы развития которых (начало бутонизации, цветение) почти совпадают, а по перезимовыванию эти растения различаются — манжетка перезимовывает маленькими сложенными листиками, а *Veronica* и *Plantago* — нормальными зелеными листьями. Следовательно, как в сезонной, так и в погодичной динамике, несмотря на различные погодные условия, надземная фитомасса доминанта и содоминантов сообщества существенно не изменялась. Количество побегов и листьев на единицу площади (на 1 м^2) у разных видов растений в отдельные годы было неодинаковым. Так, например, у манжетки в 1966 г. насчитывалось 130 генеративных побегов и 288 листьев (табл. 4), в 1967 г. — 69/(485) и в 1968 г. — 28/(308), у герани лесной соответственно — 9/(41); 9/(134); 8/(138), у подорожника ланцетнолистного — 74/(479); 63/(622) и 93/(538), у *Veronica chamaedrys* — 157/139; 145/308; 172/193. Наиболее постоянное количество вегетативных побегов насчитывалось у душистого колоска — 72/201, 6/266, 69/240.

В отдельные годы заметно менялось количественное соотношение генеративных и вегетативных побегов (на единицу площади); так, например, у душистого колоска процент генеративности в 1966 г. был равен 26%, в 1967 г. — 2%, а в 1968 г. — 22.4%, у трясунки средней соответственно — 38; 12.8 и 40.4%, у ежи сборной — 3.0; 4.0 и 45.0%, у манжетки — 31; 12.5 и 8.3%, у подорожника ланцетнолистного — 7.5, 9.2 и 14.7%. Эти данные подтверждаются наблюдениями над отдельными растениями, так, например, отмеченный экземпляр душистого колоска, имевший в 1966 г. 22 генеративных побега, в 1967 г. был лишен их совершенно.

---

[1] Здесь и далее степень участия в сложении травостоя показана четырьмя числами по годам наблюдений (1965—1966—1967—1968) в процентах к общему весу образца с 0.25 м^2 в 4-кратной повторности.

ТАБЛИЦА 4

Изменения по годам участия отдельных видов и их продуктивности в травостое злаково-разнотравно-манжеткового сообщества (на 1 м²)

Вид	Вес (в г)							Вес (в %)							Количество побегов и листьев					
	1965	1966		1967		1968		1965	1966		1967		1968		1966		1967		1968	
	25 VI	20 VI	29 VIII	22 VI	28 VIII	25 VI	26 VIII	25 VI	20 VI	29 VIII	22 VI	28 VIII	25 VI	26 VIII	20 VI	29 VIII	22 VI	28 VIII	25 VI	26 VIII
Anthoxanthum odoratum L.	10.8	7.6	2.7	3.8	1.5	9.7	1.6	6.2	4.1	2.2	1.7	1.8	3.7	1.7	72/201	0/155	6/266	0/54	69/240	0/126
Agrostis tenuis Sibth.	1.5	2.8	1.0	2.4	1.2	2.4	1.2	0.9	1.5	0.8	1.1	1.4	0.9	1.2	18/89	2/64	15/69	0/64	21/33	0/84
Briza media L.	0.2	2.7	0.7	5.2	0.7	3.5	0.3	0.1	1.5	0.6	2.4	0.8	1.3	0.3	23/37	0/18	15/102	0/23	13/27	0/7
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	2.3	3.9	4.7	8.0	1.9	9.9	3.0	1.3	2.1	3.7	3.6	2.3	3.7	3.1	0/33	0/56	0/87	0/37	2/63	0/33
Dactylis glomerata L.	8.5	1.3	1.1	2.4	1.6	36.9	4.8	4.9	0.7	0.9	1.1	1.9	14.0	5.0	1/33	0/26	1/24	0/33	42/51	0/85
Poa angustifolia L.	17.6	1.7	2.3	1.3	0.8	6.6	1.8	10.0	0.9	1.8	0.6	1.0	2.6	2.1	0/97	0/102	0/48	0/31	7/109	0/96
Другие злаки	—	1.8	1.4	1.3	1.2	11.5	1.3	—	1.0	1.1	0.6	1.4	4.4	1.3	0/34	0/39	0/40	—	52/123	0/44
Итого злаков	40.9	21.8	13.9	24.4	8.9	80.5	14.0	23.4	11.8	11.1	11.1	10.6	30.6	14.7	114/524	2/460	37/644	0/242	196/646	0/475
Осоковых всего	1.0	1.2	0.7	5.2	1.0	3.2	0.7	0.6	0.7	0.6	2.4	1.2	1.3	0.7						
Trifolium pratense L.	1.5	6.3	1.9	5.4	2.2	6.8	1.6	0.9	3.5	1.5	2.5	2.6	2.6	1.7	28/(58)	1/(79)	35/(76)	0/(97)	40/(99)	0/(60)
T. repens L.	3.6	8.2	4.7	7.7	3.3	3.8	1.4	2.1	4.5	3.8	3.5	4.0	1.4	1.5	41/(613)	2/(658)	39/(963)	0/(447)	4/(417)	0/(197)
Других бобовых	0.1	2.8	0.4	0.9	1.4	0.9	0.5	0.1	1.5	0.3	0.4	1.7	0.4	0.5						
Всего бобовых	5.2	17.3	7.0	14.0	6.9	11.5	3.5	3.0	9.4	5.6	6.4	8.3	4.4	3.7						
Alchemilla baltica Sam. ex Juz.	21.8	40.5	18.6	43.9	11.8	29.6	14.4	12.7	22.0	14.8	20.0	14.1	11.3	15.0	130/(288)	2/(447)	69/(485)	1/(301)	28/(308)	0/(245)
Achillea millefolium L.	3.0	2.2	2.9	3.5	1.6	2.1	1.9	1.5	1.2	2.3	1.6	1.9	0.8	2.0	0/(152)	0/(264)	0/(240)	0/(188)	0/(134)	0/(152)
Geranium silvaticum L.	3.2	8.2	4.4	13.6	5.0	12.4	10.8	1.8	4.5	3.5	6.2	6.0	4.7	11.3	9/(41)	6/(125)	9/(134)	0/(151)	8/(138)	0/(221)
Leucanthemum vulgare Lam.	10.4	2.6	3.3	2.8	1.3	1.2	0.4	6.0	1.4	2.6	1.3	1.6	0.4	0.4	9/(25)	0/(207)	13/(29)	0/(78)	3/(14)	0/(33)
Leontodon hispidus L.	2.3	3.9	4.4	5.1	7.5	6.2	4.0	1.3	2.1	3.5	2.3	9.0	2.3	4.2	6/(87)	2/(171)	12/(271)	2/(328)	10/(149)	0/(157)
Ranunculus acris L.	5.7	6.0	3.9	10.8	1.9	18.2	6.6	3.3	3.2	3.1	4.9	2.3	6.9	6.9	17/(67)	0/(229)	26/(223)	0/(100)	39/(167)	0/(178)
Rumex acetosa L.	1.2	0.1	0.3	0.7	—	0.6	—	0.7	0.1	0.2	0.3	—	0.2	—	0/(14)	0/(37)	6/(54)	0/(5)	1/0	0/(6)
R. acetosella L.	1.0	0.6	—	1.2	—	0.2	0.1	0.6	0.4	1.7	0.5	—	0.1	0.1	4/(13)	0/(333)	2/(55)	—	2/(8)	—
Rhinanthus major L.	7.9	7.5	—	0.2	—	0.4	—	4.5	4.1	—	0.1	—	0.1	—	164/0	—	6/8	—	6/0	—
Plantago lanceolata L.	13.6	18.3	18.9	24.6	6.8	31.3	9.4	7.8	9.9	15.1	11.2	8.1	11.9	9.8	74/(479)	8/(1073)	63/(622)	1/(465)	93/(538)	0/(559)

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Вид	Вес (в г)							Вес (в %)							Количество побегов и листьев					
	1965	1966		1967		1968		1965	1966		1967		1961		1966		1967		1968	
	25 VI	20 VI	29 VIII	22 VI	28 VIII	25 VI	26 VIII	25 VI	20 VI	29 VIII	22 VI	28 VIII	25 VI	26 VIII	20 VI	29 VIII	22 VI	28 VIII	25 VI	26 VIII
Veronica chamaedrys L.	24.0	18.2	8.1	20.2	2.1	26.6	3.7	13.8	9.9	6.5	9.2	2.5	10.1	3.9	157/139	0/364	145/308	0/149	172/193	0/126
Другие виды разнотравья	25.7	25.6	9.1	21.4	8.2	19.2	9.4	15.0	13.9	7.3	10.1	9.8	7.3	9.8						
Всего разнотравья	119.8	133.7	76.0	148.1	46.3	148.0	60.7	69.0	72.7	60.6	67.7	55.3	56.1	63.4						
Ветошь, мох	7.0	10.9	27.8	27.4	20.5	19.9	17.2	4.0	5.9	22.1	12.4	24.6	7.6	17.5						
Итого	173.9	184.9	125.4	219.1	83.6	263.1	96.1	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0						

ТАБЛИЦА 5

Динамика надземной фитомассы злаково-манжеткового сообщества по годам (вес в г/м^2)

	1965		1966				1967				1968			
	20 VI		20 VI		4 IX		20 VI		28 VIII		20 VI		26 VIII	
	г	%	г	%	г	%	г	%	г	%	г	%	г	%
Зеленая масса	167.0	96.0	175.0	94.5	97.6	77.8	191.0	87.4	63.1	75.6	243.2	92.4	78.3	81.4
Мох	3.0	1.7	4.0	2.2	15.0	12.0	12.0	5.5	12.6	15.0	8.4	3.2	11.5	12.0
Ветошь и сор	4.0	2.3	6.0	3.3	12.8	10.2	15.5	7.1	7.9	9.4	11.5	4.4	6.3	6.6
Вес всей фитомассы	174.0	100.0	185.0	100.0	125.4	100.0	219.0	100.0	83.6	100.0	263.1	100.0	96.1	100.0
Всего за 2 укоса					310.4				302.6				359.2	

В течение четырех лет исследования вес всей надземной фитомассы на единицу площади, в зависимости от метеорологических условий, а также от биологических свойств растений, возрастал как за счет увеличения количества побегов и листьев, так и вследствие нарастания их высоты и объема.

Данные, приведенные в табл. 5, свидетельствуют об увеличении фитомассы в I укосе из года в год.

В погодичной динамике, несмотря на различную максимальную высоту генеративных побегов растений в период массового цветения (18—25 VI), доминанта сообщества — манжетки, максимум ассимилирующей зеленой массы у всех групп травостоя находился примерно на одном и том же уровне 10—20 см.

Исследования, проведенные в течение четырех лет, показали, что на материковых лугах, несмотря на различные метеорологические условия, доминант сообщества (манжетка) остается, но продукция его и сообщества в целом изменяется в зависимости от погоды.

Отавность

Отрастание различных видов растений в отаве происходит неодинаково интенсивно. Соотношение групп растений в отаве из года в год оставалось очень близким к их соотношению в I укосе.

Побегообразование и отрастание листьев в различные по метеорологическим условиям годы происходило неодинаково. Особенно интенсивным побегообразованием отличались растения в отаве 1966 г., когда после засушливого периода (в июне и первой половине июля) выпало достаточное количество осадков. Так, например, на 1 м^2 у манжетки отросло 447 листьев, тогда как в 1967 г. их насчитывалось 301, а в 1968 г. — 245; соответственно у подорожника ланцетнолистного — 8/(1073); 1/(465); 0/(559), у лютика едкого — 0/229; 0/223; 0/178, у вероники дубравной — 0/364; 0/149; 0/126 и т. д.

То же самое наблюдалось у душистого колоска — в 1966 г. — 155 вегетативных побегов, в 1967 г. — 54 и в 1968 г. — 126; у вейника — 56; 37; 33, и только у ежи сборной наиболее интенсивное побегообразование происходило в отаве 1968 г. (26—33 и 85 в отаве), но и в I укосе этого года было вообще более мощное разрастание ежи. У трясунки средней отрастание побегов в отаве было довольно слабое — 18; 23; 7 побегов на 1 м^2, тогда как в I укосе было 23/37; 15/102; 13/27.

Из бобовых лучше всего в отаве отрастали листья у *Trifolium repens* (658; 447; 197), в то время как у *T. pratense* количество листьев менялось не так резко — 79; 97; 60. У щавелька *Rumex acetosella* отрастание листьев происходило очень неравномерно: в 1966 г. отросло 333 маленьких листика, а в последующие годы листья не отросли совсем.

По продукции отавы наиболее благоприятным оказался 1966 г., когда с 1 м^2 было получено 97.6 г зеленой массы, в последующие же годы ее собрали меньше. Погодные условия июля и августа, когда отрастает отава, имеют такое же существенное значение, как погодные условия в мае и июне. Манжетка и в отаве оставалась доминантом сообщества.

Заключение

Как показали наши четырехлетние исследования водораздельного манжеткового сообщества, у него наблюдается сезонная и погодичная динамика, но доминирование отдельных видов и групп растений, а следовательно и тип сообщества остаются довольно устойчивыми, в отличие от более подвижных сообществ речных долин с активным аллювиальным процессом (Работнов, 1965).

Устойчивость видового состава в целом, доминантов и содоминантов сообществ отмечает для материковых полидоминантных луговых сооб-

ществ Ленинградской области и В. Н. Макаревич (1968) по данным десятилетних стационарных исследований.

Однако продуктивность как надземной фитомассы в целом, так и видов, входящих в сообщество, заметно меняется в течение сезона и различна в разные по метеорологическим показателям годы.

В составе сообщества имеются виды, по-разному реагирующие на изменения метеорологических условий различной интенсивностью реакций развития при засухе; у одних видов ритм развития не нарушается совсем, у других нарушается частично, а у третьих он существенно изменяется.

ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматический справочник по Новгородской области. (1960). — Гембель А. В. (1963). Природа Новгородской области. — Макаревич В. Н. (1964). О применении метода Раункиера при изучении луговых сообществ. Бот. журн., 49, 1. — Макаревич В. Н. (1968). О влиянии различных мер воздействия на степень участия некоторых видов в травостое мелкозлаково-разнотравного луга. В сб.: Вопросы экспериментального изучения растительного покрова. Проблемы ботаники, X. — Номоконов Л. И. (1954). Геоботаническое районирование Валдайского района. Уч. зап. ЛГУ, 167, сер. биолог. наук. — Работнов Т. А. (1950). Некоторые вопросы изучения структуры луговых травостоев. Бюлл. МОИП, отд. биолог., LV (2). — Работнов Т. А. (1957). Основные виды изменчивости луговой растительности. Бюлл. МОИП, отд. биолог., LXII (5). — Работнов Т. А. (1965). О динамичности структуры полидоминантных луговых ценозов. Бот. журн., 50, 10. — Семенова-Тян-Шанская А. М. и Н. И. Никольская. (1960). Состав и динамика надземной массы травостоев в степях и на лесных полянах Центрально-Черноземного заповедника. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедн., VI.

Ботанический институт
Академии наук СССР
им. В. Л. Комарова,
Ленинград.

(Получено 16 VI 1970).

УДК 581.9+581.524.44 (471.67)

М. Г. Шихэмиров

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СУБНИВАЛЬНОГО ПОЯСА БАССЕЙНА САМУРА (ДАГЕСТАН)

M. G. SHIKHEMIROV. FLORA AND VEGETATION OF SUBNIVAL BELT OF THE RIVER SAMUR BASIN (DAGHESTAN)

В результате геоботанических исследований, проведенных в бассейне Самура в 1968—1969 гг., одновременно выявлен состав флоры и растительности высотных пределов (от 3300 до 4485 м над ур. м.).

Обнаруживаем, что по форме конусов — горы бассейна вулканического происхождения. Сложены из глинистых сланцев, песчаников и доломитизированных известняков мелового и юрского возраста.

В суровых климатических условиях высокогорья флора складывается из криопетрофильных и литофильных группировок холодостойких ксерофитов в составе: общее число видов — 105; число эндемов Кавказа — 33 (из них 8 эндемы Дагестана), переднеазиатских видов — 31; кавказских видов — 46; голарктических видов — 12.

Во флоре представлено сравнительно большое число (31.4%) эндемичных видов. Обнаруживается тесная связь с Главным хребтом, а также заметное влияние переднеазиатских и голарктических элементов.

Большое пространство субнивальной и особенно нивальной зон лишены растительного покрова. В суровых климатических условиях высотных пределов основное флористическое ядро складывается из *Alchimilla retinervis*, *Cerastium kazbek*, *C. cerastoides*, *Silene humilis*, *S. depressa*, *Ranunculus arachnoides*, *Nepeta supina*, *Scrophularia minima*, *Veronica minuta*, *Valeriana daghestanica*, *Arabis caucasica*, *Taraxacum tenuisektum*, *Draba araratica*, *D. bryoides*, *Pseudovesicaria digitata*, *Allium oreophilum*, *Viola caucasica*, *Anthemis rudolphiana*, *Jurinea depressa*, многолетников.

Растительность горной части Дагестана является объектом ботанического изучения уже более 100 лет (Рупрехт, 1862 г.), однако флора суб-

нивального и нивального поясов остается малоисследованной. Мы стараемся восполнить этот пробел описанием флоры и растительности высокогорных поясов Самура по материалам геоботанических исследований, проведенных в 1968—1969 гг.

Пробные площадки для фитоценологических описаний разбивались через каждые 25 м подъема на горах Шахдаг (4219 м над ур. м.), Базар-Дюзи (4485), Шалбуздаг (4150), Сумрай (3658), Деавгай (4015), Саладаг (3717) и Дюльты-Даг (4122 м), начиная от высоты 3300 м над ур. м., где уже наблюдается развитие флоры криопетрофильных растительных группировок. Судя по форме их конусов, это горы вулканического происхождения, склоны их чрезвычайно круты, труднодоступны. Выходящие повсеместно на поверхность коренные подстилающие породы, близкие к мергелям, создают резко скалистый характер рельефа, на фоне которого внутри одного и того же высокогорного геоморфологического района Дагестана (по Н. А. Гвоздецкому, 1954 г.) в Самуре отчетливо выделяются два аспекта. Первый, в направлении Гестинкиль—Джаба—Шалбуздаг—Куруш—Шахдаг (вся южная часть), характеризуется наличием известняковых пород мелового и юрского возраста. Остальная часть сложена юрскими глинистыми сланцами и песчаниками. Вершины и карнизы Шалбуздага и Шахдага представляют собою как бы каменные карьеры крупных и среднего размера обломков известняка, а вершины гор сланцевой части усыпаны мелким гравием и дресвой; однако это незначительное различие мало отразилось на видовом составе флоры в этом поясе.

Комплексы открытого выхода пород в виде скал, каменников, скоплений обломков известняково-доломитовых горных пород у основания и в нижней части горных склонов (осыпи), рыхлых отложений обломочного материала (россыпи) и более мягкие формы рельефа в виде чашеобразных котловин, оврагов и лощин, узких седловин являются основными ландшафтными элементами предельных высот Самура. Они лишь в конце весны освобождаются из-под медленно тающего снега, от них спокойно стекают талые воды. На более низких высотах вóды тающих снежников, дождя и родников сливаются в стремительные, бурные потоки, размывающие и пропиливающие материнские породы склонов и образующие узкие долины.

Гидрометеорологические наблюдения показали, что температуры дня и ночи сравнительно близки (разница на 1—2°), влажность воздуха летом высокая, воздушные массы сменяются быстро. Яркость аспектов в условиях сравнительно укороченного вегетационного периода (всего 1.5—2 месяца) является результатом чрезвычайной прозрачности воздуха и интенсивности света. Летом эта зона является местом скопления тумана и облаков, а осенью и особенно зимой она малооблачна.

На вершинах гор заморозки в годы наших исследований обнаруживались уже в конце августа. В это время на воде у истоков ручьев образуется тонкий слой льда, на траве близ выхода родников появляются сосульки. 1—5 сентября 1968 г. на высоте 3200 м над ур. м. горы Деавгай грунт промерзал до подстилающей породы. Высшие растения не созревшими пошли под покров снега. Однако в условиях полного промерзания маломощной и холодной почвы корни многолетних растений приспособились противостоять физиологической засухе, побеги выходят из-под земли с готовыми бутонами.

Для субнивального и нивального поясов мы различаем пять характерных местообитаний растительности: щебнистые склоны — на откосах конусов, с мелкоземистыми элементами почвы и более или менее прерывистым растительным покровом (проективное покрытие 25—50%); мезофитные ковры — приурочены к седловинам, пологим выемчатым участкам, где скапливается большое количество снега, сдутого с вершин гор (проективное покрытие 75—95%); осыпи и россыпи — рыхлые отложения горных пород у основания и нижней части крутых склонов, образующиеся в результате выветривания; кары и вы-

бонны — чашеобразные выемки на днищах склонов в основном нивального пояса, с крутыми и отвесными стенами, заполненные льдом и снегом; обнаженные камни и скалы, где селятся одиночные литофильные группировки холодостойких ксерофитов.

В начале появления щебнистых откосов они еще чередуются со сходящими на нет с высотой участками дернистых свежих низкотравных альпийских ковров с развитым почвенным покровом; кое-где они еще вклиниваются отдельными латками в субнивальный пояс. Доминируют здесь *Festuca varia*,[1] *Alopecurus textilis*, *Elyna capillifolia*, *Poa aplina*, *Zerna adjarica*, *Festuca supina*, *Oxytropis cyanea* и другие, частично встречающиеся и выше.

На щебнистых склонах с устойчивым почвенным покровом развивается более ксерофитная флора с участием *Koeleria caucasica, Festuca ovina*, *Nepeta supina*, *Arabis caucasica*, *Ranunculus arachnoides*, *Salix arbuscula, Cirsium sinuatum, Thymus transcaucasicus, Myosotis alpestris, Aster alpinus, Elyna schoenoides.* В понижениях формируются типчаково-осоковые и кобрезиевые ассоциации с *Festuca supina*, *Elyna schoenoides*, *Campanula argunensis*, *Pulsatilla albana*, *Thymus nummularius*, *Veronica gentianoides.*

Основное видовое богатство в субнивальной зоне сосредоточено на мезофитных коврах с доминантами: *Poa alpina*, *Festuca ovina* и *Trisetum spicatum*; в их формировании участвуют такие психрофиты, как *Ranunculus trisectilis*, *Primula algida*, *Scrophularia ruprechtii*, *Plantago saxatilis*, *Potentilla crantzii*, *Pedicularis caucasica*, *Campanula ciliata*, *Asperula alpina.*

На осыпях и россыпях растительность сильно изреживается и представлена всего двумя-тремя видами. Для таких местообитаний с пылеватым мелкоземом характерны *Veronica minuta*, *Cerastium multiflorum*, *C. cerastoides*, *Scrophularia olympica*, *Pseudovesicaria digitata*, *Didymophysa aucheri*, *Anthemis iberica*, приуроченные к менее подвижным элементам рельефа. Места с медленным осыпанием часто зарастают ими, делая их более устойчивыми против осыпания и на таких участках постепенно возобновляются мелкоземистые почвенные структуры.

Сильным изменениям подвергаются кары ложбин с моренным рельефом. По краям их обнаруживается интенсивный процесс морозного выветривания горных пород, в результате которого задняя стенка рушится. На сланцевых горах каровые выемки менее заметны, так как они быстро меняют свою чашеобразную форму вследствие заполнения обломочным материалом. На Базар-Дюзи и Дюльты-Даге кары выступают как лестницы в результате сметания осыпающейся породы ветрами далеко с их крутых склонов. Для каров характерно сравнительно малое число видов: *Scrophularia minima*, *Silene caucasica*, *Trigonocarum involucratum*, *Veronica minuta*, *Senecio taraxacifolius.*

Особое место в высокогорной флоре занимают поселенцы обнаженных известняково-сланцевых субстратов, тяготеющие к скалам и являющиеся ярковыраженными криофитами. Растут они одиночно, в трещинах и расщелинах твердого субстрата. Это *Trisetum distichophyllum*, *Rhamnus depressa*, *Saxifraga juniperifolia*, *Betonica nivea*, *Draba bryoides*, *D. mollissima*, *Minuartia caucasica*, *Sedum stevenianum*, *Potentilla nivea*, *Campanula ruprechtii, Valeriana daghestanica, Silene depressa.* Их надземные органы образуют подушки и дерновины, крепкие на разрыв корни используют мелкозем и влагу скал. Достойны внимания также кальцефильные виды, приуроченные к скалам и разрушающие их, как-то *Draba mollissima*, *Minuartia imbricata*, *Saxifraga juniperifolia*, *S. cartilaginea.*

Распределение растительных группировок в субнивальном поясе подчинено температурному режиму и с высотой видовой состав резко сокращается. Эту закономерность можно проследить по данным таблицы.

---

[1] Авторы названий указаны в таблице.

Видовой состав флоры субнивального пояса бассейна Самура

Вид	Эндемичность	Место обитания	Высота (в тысячах м)	Тип ареала (по А. А. Гроссгейму)
Alopecurus textilis Boiss.		ЩС	3.3—3.4	Ирано-армянский горный
A. dasyanthus Trautv.		ЩС	3.3—3.6	Переднеазиатский
Aster alpinus L.		ЩСМК	3.3—3.4	Не установлен
Asperula glomerata (M. B.) Griseb.		ЩС	3.3—3.7	»
A. alpina M. B.	ЭнК	МК	3.4—3.8	Кавказский
Androsace albana Stev.		ЩС	3.3—3.4	»
Anthemis marschalliana Willd.	ЭнК	ЩС	3.4—3.6	»
A. rudolphiana Adam.		ЩС	3.3—3.7	Не установлен
A. iberica M. B.		ОР	3.4—3.6	»
Alchimilla rigida Bus.		ЩСМК	3.3—3.5	Условнокавказский энд.
A. sericea Willd.		МК	3.3—3.6	Переднеазиатский
A. retinervis Bus.		МК	3.4—3.6	Малоазийско-кавказский
Allium oreophilum C. A. Mey.		ОР	3.4—3.8	Центральноазиатский
Alyssum gehamense An. Fed.		ОР	3.4—3.7	Североиранский
Arabis caucasica Willd.		ЩСМК	3.5—3.7	Малоазийский
Astragalus alpinus L.		МК	3.3—3.5	Голарктический
A. sanguinolentus M. B.		СОР	3.3—3.4	Дагестанский
Betonica nivea Stev.		С	3.3—3.7	Кавказский
Carex melananthaeformis Litv.		ЩС	3.3—3.5	Восточнопалеарктический
C. meinshauseniana V. Krecz.		ЩС	3.3—3.4	Переднеазиатский
Elyna capillifolia Decne.		ЩС	3.3—3.5	Центральноазиатский
E. schoenoides C. A. Mey.		ЩС	3.3—3.4	Не установлен
Cirsium sinuatum (Trautv.) Boiss.	ЭнК	ЩС	3.3—3.5	Кавказский
Chamaesciadium acaule (M. B.) Boiss.		ЩС	3.3—3.5	Переднеазиатский
Centaurea fischeri Willd.		ЩС	3.3—3.4	Не установлен
Cerastium cerastoides (L.) Britt.		ОР	3.3—3.8	Голарктический
C. multiflorum C. A. Mey.	ЭнК	ОР	3.3—3.7	Кавказский
Cerastium kazbek Parr.	ЭнК	ОР	3.4—3.9	Условнокавказский энд.
Campanula argunensis Rupr.	ЭнК	МК	3.3—3.5	Кавказский
C. ciliata Stev.	ЭнК	МК	3.3—3.5	»
C. ruprechtii Boiss.		С	3.5—3.9	Не установлен
Dracocephalum botryoides Stev.		ОР	3.3—3.8	Восточнокавказский
Didymophysa aucheri Boiss.		ОР	3.4—3.9	Иранский высокогорный
Draba mollissima Stev.	ЭнД	С	3.3—3.5	Дагестанский
D. araratica Rupr.		С	3.3—3.6	Переднеазиатский
D. bryoides DC.		С	3.4—3.8	Кавказский
D. bruniifolia Stev.		С	3.3—3.7	Переднеазиатский
D. polytricha Ledeb.		С	3.3—3.8	»
D. incompta Stev.	ЭнД	С	3.3—3.7	Дагестанский
Erigeron polymorphus Scop.		ОР	3.3—3.5	Не установлен
Festuca ovina L.		ЩС	3.3—3.6	Голарктический
F. varia Haenke		ЩС	3.3—3.7	Европейский горный
F. supina Schur		ЩС	3.3—3.4	Голарктический
Gypsophila tenuifolia M. B.	ЭнК	С	3.3—3.5	Кавказский
Galium humifusum (Willd.) Stapf		ОР	3.3—3.5	Не установлен
G. pseudopolycarpon Somm. et Lev.	ЭнК	ОР	3.3—3.8	Кавказский
Jurinea subacaulis Fisch. et Mey.		ЩС	3.3—3.4	Не установлен
J. depressa Stev.		ЩС	3.3—3.8	»
Koeleria caucasica Trin. ex. Domin		ЩС	3.3—3.6	Переднеазиатский
Minuartia oriena (Mattf.) Schischk.		С	3.3—3.5	»
M. inamoena (C. A. M.) Woronow		С	3.3—3.5	Кавказский
M. imbricata (M. B.) Woronow	ЭнК	С	3.3—3.4	»
M. caucasica (Adam.) Mattf.		С	3.3—3.5	»
M. aizoides (Boiss.) J. Bornm.		ОС	3.3—3.4	Переднеазиатский
Myosotis alpestris Schmidt		ЩС	3.3—3.5	Голарктический
Nepeta supina Stev.	ЭнК	ЩС	3.3—3.4	Условнокавказский энд.
Oxytropis cyanea N. B.		ЩС	3.3—3.5	Переднеазиатский
Oxytropis dasypoda Rupr.	ЭнД	ЩС	3.3—3.4	Дагестанский
Poa alpina L.		МК	3.3—3.5	Голарктический
Primula algida Adam		МК	3.3—3.5	Переднеазиатский
P. ruprechtii Kusn.	ЭнК	МК	3.3—3.6	Кавказский
Pseudovesicaria digitata (C. A. M.) Rupr.	ЭнК	ОР	3.3—3.7	»
Plantago saxatilis M. B.		МК	3.3—3.5	Не установлен

Вид	Эндемичность	Место обитания	Высота (в тысячах м)	Тип ареала (по А. А. Гроссгейму)
Potentilla gelida C. A. Mey.		OP	3.3—3.5	Евразиатский
P. nivea L.		С	3.3—3.4	Голарктический
P. crantzii (Cr.) Beck.		МК	3.3—3.4	»
Pedicularis crassirostris Bunge	ЭнК	ЩС	3.3—3.4	Переднеазиатский
P. caucasica M. B.		МК	3.3—3.4	Кавказский
P. daghestanica Bonati	ЭнД	ЩС	3.3—3.5	Дагестанский
P. condensata M. B.		ЩС	3.3—3.4	Малоазийский
Pulsatilla albana (Stev). Bersht et Presl	ЭнК	МК	3.3—3.5	Кавказский
Ranunculus arachnoides C. A. M.	ЭнК	ЩС	3.3—3.5	Дагестанский
R. trisectilis P. Ovcz.		МК	3.3—3.4	Кавказский
Rhamnus depressa Grub.		С	3.3—3.5	Восточнокавказский
Scrophularia minima M. B.	ЭнК	К	3.5—3.9	Евкавказский
S. ruprechtii Boiss.		МК	3.4—3.6	»
S. olympica Boiss.		OP	3.3—3.5	Малоазийский
Silenehumilis C. A. M.	ЭнК	СО	3.3—3.5	Евкавказский
S. caucasica (Bunge) Boiss.		К	3.5—3.8	Дагестанский
S. depressa M. B.		К	3.4—3.7	Иранский
S. daghestanica Rupr.	ЭнД	ОС	3.3—3.5	Дагестанский
Symphyoloma graveolens C. A. M.	ЭнК	ОЩС	3.3—3.5	Кавказский
Sedum stevenianum Rouy et Camus	ЭнК	С	3.3—3.4	Кавказский
S. oppositifolium Sims		С	3.3—3.6	Переднеазиатский
Senecio taraxacifolius (M. B.) DC.		К	3.4—3.7	»
Saxifraga juniperifolia Adam	ЭнК	С	3.3—3.9	Кавказский
Saxifraga exarata Vill.		С	3.3—3.7	Средиземноморский
S. adenophora C. Koch		СР	3.5—3.5	Переднеазиатский
S. flagellaris Willd.		ЩС	3.3—3.8	Восточнопалеарктический
S. cartilaginea Willd.		ОС	3.3—3.4	Не установлен
S. arbuscula L.		ЩС	3.3—3.4	Арктический
Thalictrum alpinum L.		ОЩС	3.3—3.5	Голарктический
Taraxacum stevenii (Spr.) DC.		МК	3.3—3.5	Переднеазиатский
T. tenuisectum Somm. et Lev.	ЭнК	МК	3.3—3.6	Кавказский
Trigonocaryum involucratum L.	ЭнД	К	3.5—3.7	Восточнокавказский
Trisetum distichophyllum (Willd.) P. B.		С	3.3—3.5	Не установлен
T. spicatum (L.) Richt.		МК	3.3—3.4	»
Thymus caucasicus Willd.	ЭнД	OP	3.3—3.5	Кавказский
T. transcaucasicus Ronn.		ЩС	3.3—3.4	Не установлен
T. nummularius M. B.	ЭнК	ЩС	3.3—3.5	Кавказский
Valeriana daghestanica Rupr.	ЭнД	С	3.4—3.7	Дагестанский
Veronica gentianoides Vahl		ЩС	3.3—3.6	Переднеазиатский
V. minuta C. A. Mey.	ЭнК	ОРК	3.4—3.8	Кавказский
Viola caucasica Kolen.	ЭнК	ЩС	3.4—3.7	»
Zerna adjarica (Somm. et Lev.) Nevski		ЩС	3.3—3.5	Переднеазиатский

Итого: общее число видов — 105; число эндемов Кавказа — 33 (из них 8 эндемы Дагестана), т. е. 31.4% всего видового состава; переднеазиатских видов — 31; кавказских видов — 46; голарктических видов — 12.

Примечание. ЭнД — эндем Дагестана, ЭнК — эндем Кавказа, ЩС — щебнистый склон, М — мезофитный ковер, ОР — осыпи и россыпи, С — скалы, К — кары.

Как видно из таблицы, во флоре предельных высот Самура представлено сравнительно большое число (31.4%) эндемичных видов. Обнаруживается тесная флористическая связь с Главным Кавказским хребтом, а также заметное влияние переднеазиатских и голарктических элементов.

Большие пространства субнивального пояса лишены растительного покрова. Особенно сильно площадь овечьих пастбищ сокращается у нижних границ субнивальной зоны в результате расширяющегося выветривания.

С другой стороны, на карнизах и подошвах Шалбуздага и Шахдага обнаруживается процесс зарастания менее подвижных площадок и некоторое продвижение границ растительности вверх. В этих условиях основ-

ное флористическое ядро растительности субнивального пояса складывается из *Alchimilla retinervis*, *Cerastium kazbek*, *C. cerastoides*, *Silene humilis*, *S. depressa*, *Ranunculus arachnoides*, *Nepeta supina*, *Scrophularia minima, Veronica minuta, Valeriana daghestanica, Arabis caucasica, Taraxacum tenuisectum*, *Draba araratica*, *D. bryoides*, *Pseudovesicaria digitata*,. *Allium oreophilum*, *Viola caucasica*, *Anthemis rudolphiana*, *Jurinea depressa*, многолетников, которые в кормовом отношении не представляют ценности.

Существенную роль в заселении безжизненных скал и осыпей субнивального пояса Самура играют лишайниковые группировки. В составе образуемых ими на твердых субстратах покровов мы отмечали *Dufourea madreporiformis* (Wulf) Ach., *Caloplaca elegans* (Lenk) Th. Fr., *Toninia condidia* (Meb.) Th. Fr., *Lecidea goniophila* Flk., *Crocynia membranacea* (Dicks.) A. Lahlb., *Solorina saccata* (L.) Ach.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. — Долуханов А. Г. Верхние пределы альпийской растительности в истоках Аварского Койсу (Дагестан). Тр. Тбилисск. бот. инст., 9. — Магакьян А. К. (1947). Этапы развития высокогорных лугов Закавказья. — Федоров Ан. А. (1942). Альпийские ковры и их происхождение. — Харадзе А. Л. (1942). Очерк флоры субнивального пояса верхней Сванетии. Заметки по систематике и географии растений, 12. — Часовенная А. А. (1950). К вопросу о взаимоотношении растительности горнотундрового и верхнесубальпийского поясов в горах Каракол северо-восточного Алтая. Тр. Ленинградск. общ. испыт. природы, 70, 3.

Институт ботаники
им. В. Л. Комарова
Академии наук
Азербайджанской ССР,
Баку.

(Получено 23 III 1970).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 ! 581.52 ! 59

Средообразующая деятельность животных. (Материалы к совещанию 17—18 декабря 1970 г.). Московское общество испытателей природы, Институт географии АН СССР. Издательство Московского университета (ротапринт), 1970 : 1—101. Цена 15 коп.

E. M. LAVRENKO. ENVIRONMENT-FORMING ACTIVITY OF ANIMALS. (PROCEEDINGS OF THE CONFERENCE HELD ON DECEMBER 17—18, 1970). MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS; INSTITUTE OF GEOGRAPHY ACADEMY OF SCIENCES OF THE U. S. S. R., 1970

Этот сборник небольших статей и более коротких авторефератов, опубликованный под редакцией Ю. А. Исакова (ответственный редактор), Р. И. Злотина и Д. В. Панфилова, представляет значительный интерес не только для зоологов, но и для ботаников. Книга эта издана малым тиражом (550 экземпляров).

Открывается сборник интересной статьей Ю. А. Исакова и Д. В. Панфилова «Основные черты средообразующей деятельности животных». Воздействие на среду животных раскрывается в этой работе в широком плане: характеризуются их многообразные взаимоотношения с миром растений, их значение в перераспределении тех или иных веществ и отдельных химических элементов в биосфере, их геологическая роль в формировании многих осадочных пород и пр.

Особенно интересны для геоботаников в этом сборнике статьи А. Н. Формозова, К. С. Ходашовой и Р. И. Злотина.

Для карпологов весьма содержательна работа А. Н. Формозова «Роль некоторых птиц и млекопитающих — потребителей семян и плодов древесных пород в формировании среды лесных биоценозов». В этой статье содержится большой материал по потреблению разными видами птиц и млекопитающих различных органов обыкновенной рябины, особенно ее плодов и семян, по распространению последних и по ее семенному возобновлению. Наибольшее значение в распространении (рассеивании) семян обыкновенной рябины имеют из птиц — дрозды, свиристель, сойка, кукша, кедровка, сорока, галка, ворона, дятлы, а из млекопитающих — куницы, соболь, лисица и др. Очень интересны также наблюдения А. Н. Формозова по распространению сойкой желудей дуба. По некоторым вопросам зоохории обыкновенной рябины и дуба А. Н. Формозов не соглашается с выводами Н. Г. Холодного, опубликованными в его известных работах по этому вопросу. Автор кончает свою статью так: «...трофические связи большинства наземных позвоночных и, следовательно, одна из важнейших функций их в ценозах выяснены только в самых общих чертах...».

Результаты работ Р. И. Злотина и К. С. Ходашовой о средообразующей роли животных-фитофагов связаны с деятельностью давно уже работающего стационара Института географии АН СССР на территории Центральночерноземного заповедника в Курской области, в основном на Стрелецкой целинной степи.

Р. И. Злотин в двух небольших статьях «Влияние массовых размножений зеленой дубовой листовертки на продуктивность лесостепных дубрав» и «Влияние зоогенной дефолиации верхнего полога леса на продуктивность травостоя в дубравах» изложил результаты своих исследований воздействия указанного выше насекомого на продуктивность дуба и травяного покрова дубрав. В дубравах заповедника в последние годы наблюдалась вспышка размножения зеленой дубовой листовертки, которая достигла максимума в 1964 г. Как выяснил автор, уменьшение прироста деревьев дуба в очагах массового размножения насекомого объясняется преимущественно неблагопроятными климатическими условиями последних лет (некоторое повышение теплообеспеченности и засушливости) и в меньшей степени зависит от деятельности листогрызущих вредителей. Автор приводит конкретные данные о годовом приросте дуба по диаметру (в мм) в раз-

ные годы (1958—1969) для неповрежденных, слабо и сильно поврежденных листоверткой деревьев. На травостой дубрав вспышка массового размножения дубовой листовертки оказала более значительное влияние. В очагах массового размножения радиационные условия были сходны с таковыми открытых мест; в связи с дефолиацией древесного полога уменьшилась транспирация деревьев и конкуренция за влагу трав с древесными породами; почва обогатилась органическим веществом за счет зоогенного опада (экскременты и трупы насекомых); таким образом, условия произрастания трав сильно улучшились. В связи с этим травяной покров дубрав в очагах массового размножения дубовой листовертки ежегодно продуцировал вдвое большую фитомассу по сравнению с участками дубравы с ненарушенным верхним пологом; при этом ведущее значение сныти *Aegopodium podagraria* сохранилось, но увеличилось общее видовое разнообразие трав за счет светолюбивых и азотофильных видов из группы разнотравья.

К. С. Ходашова и В. И. Елисеева работали в тех же дубравах, что и предыдущий автор, и изучали влияние на древостой нескольких особей лося и косули и более многочисленных зайцев («Роль позвоночных животных — потребителей веточных кормов в круговороте зольных элементов на примере лесостепных дубрав»). Авторы приходят к следующим выводам. Перемещение зольных элементов с помощью экскрементов упомянутых млекопитающих играет относительно небольшую роль в биологическом круговороте, но отставание в росте древостоев, поврежденных животными, обусловливает уменьшение количества зольных элементов и азота, вовлекаемых растительностью в биологический круговорот. В результате последнего «...количество органического вещества и основных химических элементов, ежегодно вовлекаемых в биологический круговорот с приростом и опадом листьев, уменьшается более чем на 40%» (стр. 53).

Очень интересна статья К. С. Ходашовой «Воздействие позвоночных фитофагов на биологическую продуктивность и круговорот веществ в лесостепных ландшафтах». Автор изучала воздействие на растительность и биогеоценозы[1] в целом млекопитающих — фитофагов различной трофической экологии: из ризофагов — слепышей, из потребителей зеленой массы трав — полевок и сусликов, из потребителей веточных кормов — лосей, косуль и зайцев (см. выше). В общем автор приходит к выводу, что соотношение «прямой» (использование в пищу живых частей растений) и «косвенной» (снижение скорости роста поврежденных растений) форм воздействия на первичную продукцию разных трофических групп позвоночных животных неодинаково, но относительное значение «косвенной» формы всегда выше (стр. 50). При этом косвенные формы воздействия (изменение скорости роста поврежденных растений, интенсивности аккумуляции и т. д.) сказывается в течение ряда лет, особенно в тех случаях, когда воздействия на среду указанных животных касаются многолетних частей растений и изменения почвы (роющая деятельность, накопление экскрементов животных на почве и в почве). Основной вывод автора таков: «существование 1 г их зоомассы (сухой вес) сопряжено с ежегодным сокращением прироста наземной фитомассы на $2 \cdot 10^3$ г. Эта величина примерно в 10 раз больше количества пищи (растительной, — *Е. Л.*), потребляемой 1 г зоомассы» (стр. 51, 52).

Эта обобщающая статья К. С. Ходашовой существенно дополняется двумя ее же статьями «Формы воздействия массовых зеленоядных грызунов на первичную продукцию травостоя луговых степей» и «Влияние массовых зеленоядных грызунов на минерализацию растительного опада луговых степей». Наблюдения в основном касались воздействия на травостой и его опад обыкновенной полевки, основного вида среди зеленоядных грызунов, поселения которого занимают около 30% от общей площади степных участков, а в годы пика их численности количество особей достигает 150—200 на га. Для изучения влияния полевок на травостой степи и его опад был заложен эксперимент. Влияние грызунов изучалось на двух участках в 100 м² каждый, один из которых свободно посещался грызунами, а другой был огражден от их воздействия металлической сеткой 50 см высотой. На этих участках изучалась сезонная динамика структуры и ярусности растительного покрова, структуры фитомассы, освещенности различных ярусов травостоя, гидротермического режима почвы, подстилки и приземного слоя воздуха.

В периоды высокой численности полевки потери первичной продукции травостоя достигают 15—20% (в периоды низкой численности только до 3—4%), но потери урожая, связанные с уменьшением скорости роста поврежденных зверьками растений, составляют около 60% от общих потерь (40% используются в пищу полевкой). В годы пика численности последней на поврежденных участках высота массовых видов травостоя снижается вдвое, таким образом изменяется вертикальная структура травостоя, уменьшается фитомасса и листовая поверхность; общая площадь ассимилирующей поверхности снижается на 60—80%, но относительно увеличивается подземная часть фитомассы: на неповрежденных полевкой участках соотношение надземной и подземной частей фитомассы равно 1 : 17, а на поврежденных 1 : 26. При этом естественно изменяется фитоклимат травостоя. Уменьшение площади листовой поверхности ведет к снижению суммарной транспирации и некоторому накоплению в течение вегетационного периода на поврежденных участках влаги по всему почвенному профилю, начиная с 10 см, что несколько удлиняет (на 2—3 недели) продолжительность вегетации на этих участках.

[1] Этот термин в настоящем сборнике не упоминается.

Деятельность полевок изменяет сезонный ход минерализации растительных остатков, увеличивая скорость этого процесса в течение летнего периода. На поврежденных полевками участках минерализуется за вторую половину лета около 70% мертвого покрова, накопившегося к началу лета, а на изолированных от полевки местах накопление опада преобладает над его минерализацией. На поселениях грызунов вследствие повышения влажности почвы (см. выше), накопления экскрементов животных, перерытости почвы улучшаются условия для размножения и деятельности микроорганизмов и беспозвоночных — педобионтов. В частности, в верхних горизонтах почвы увеличивается численность сапрофагов — дождевых червей; черви не имеют здесь летней диапаузы, как на участках, неповрежденных полевкой, где влажность гумусового горизонта летом гораздо ниже, чем на поврежденных участках. Таким образом, «позвоночные—фитофаги, ускоряя минерализацию растительного опада, оказывают существенное влияние на интенсивность биологического круговорота» (стр. 62).

Имеются в этом сборнике и другие работы, обычно типа расширенных авторефератов, представляющие тот или иной интерес для ботаников и биогеоценологов. Упомяну о двух работах Б. Д. Абатурова о деятельности малых сусликов в Северном Прикаспии, ведущих к формированию микрорельефа, изменению почв и растительности.

В целом все работы сборника убедительно показывают очень большую средообразующую роль животных.

В заключение я хочу остановиться на одном вопросе, поднятом авторами первой вводной статьи сборника — Ю. А. Исаковым и Д. В. Панфиловым (Институт географии АН СССР). В этой статье, как отчасти и в некоторых других, чувствуется обида на географов, почвоведов и ботаников, которые «нередко еще придерживаются мнения, что животные „второстепенный“ компонент природы, в основном лишь потребляющий растительность, но мало влияющий на общий облик растительного покрова, почв, и тем более на ход физико-географических процессов. По-видимому, этим можно объяснить имевшую место попытку свести понятие „биосфера“ к понятию „фитосфера“» (стр. 3). Если первая часть этого заявления имеет известные основания, то последняя ошибочна.

Понятие о фитосфере ввел В. Б. Сочава (1944). Однако он и не думал упразднять более широкое понятие о биосфере. Фитосфера в трактовке В. Б. Сочавы — это растительный покров. Еще раньше растительный покров Г. Н. Высоцкий (1925) назвал фитостромой.

После работ В. И. Вернадского о биосфере (1926, 1965 и др.) последнюю нужно понимать в широком смысле, включая в биосферу всю тропосферу, гидросферу и стратосферу; радиальная мощность биосферы в такой трактовке измеряется десятками километров.

Автор этих строк (Лавренко, 1949) предложил ввести понятие о фитогеосфере; это в значительной мере синоним широко теперь используемых в нашей литературе терминов — биогеоценотический покров (В. Н. Сукачев, 1964) и биогеосфера (Н. В. Дылис, 1964). Под этими названиями разумеется покров, состоящий из биокосных образований — биогеоценозов. Я назвал этот покров фитогеосферой потому, что основная исходная энергетическая роль в нем все же принадлежит его растительной части — зеленым фотосинтезирующим растениям. Но я не настаиваю на этом термине, хотя ему и принадлежит приоритет, и пользуюсь теперь обычно термином биогеоценотический покров или биогеосфера. Напомню, что мощность биогеоценотического покрова измеряется обычно метрами или десятками метров (редко больше 100—150 м). Таким образом, биогеоценотический покров (он же биогеосфера и фитогеосфера) — это только часть биосферы, наиболее деятельная в настоящее время в биоэнергетическом и биогеохимическом отношении.

Е. М. Лавренко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 II 1971).

УДК 019.941 : 930.272 (118)
(571.651)+(571.66)+(71)

D. M. Hopkins. The Cenozoic History of Beringia. A Synthesis. In: The Bering Land Bridge. Ed. D. M. Hopkins. 1967. Stanford University Press, Stanford, California. 495 p. $ 18. 50. (Д. М. Хопкинс. Кайнозойская история Берингии. Синтез. В сб.: Берингийский мост суши. Под ред. Д. М. Хопкинса, 1967. Стэнфорд, Калифорния)

B. A. YURTSEV (A REVIEW)

Палеогеографическая концепция Берингийской суши играет важную, подчас центральную роль в исторических построениях многих флористов, систематиков-монографов крупных таксономических групп, ботаникогеографов, палеоботаников и т. д. Некоторые авторы видят в Берингии родину арктической флоры, таежной флоры и фауны, гипоарктических комплексов и т. д. Неоспоримо значение концепции Берингийской суши для понимания единства сухопутных флор и фаун северного внетропического пояса, для выяснения путей, времени и палеогеографической обстановки, в которой осуществлялся обмен арктическими, гипоарктическими, бореальными, степными, неморальными, а отчасти и субтропическими элементами флоры и фауны между Азией и Северной Америкой. В то же самое время эпохи существования Берингийского перешейка между Азией и Америкой были временем изоляции водных флор и фаун Тихого океана, с одной стороны, Арктического и Атлантического, с другой. Эпоха восстановления Берингова пролива была временем интенсивного обмена между флорами и фаунами этих акваторий. Значение района Берингова пролива как «перекрестка путей» миграций элементов наземных и морских флор и фаун поставило проблему Берингии в фокус интересов большинства биогеографов северного полушария.

Не случайно представление о существовании в прошлом Берингийского соединения Азии с Америкой впервые было выдвинуто биогеографами на основе сравнения современных и ископаемых фаун и флор обоих континентов (Бюффон, Паллас, Пеннет во второй половине XVIII в.). Автором самого названия «Берингия» (Behringia) является крупный отечественный зоогеограф П. П. Сушкин (1925 г.),[1] хотя еще раньше (1901 г.) В. Кобельт предложил сходное название «Behringis».

Опубликованная за последние два столетия биогеографическая литература, в которой рассматриваются проблемы Берингии, практически необозрима. Из последних сборников, которые содержат значительное количество флористических и фаунистических работ, посвященных проблеме Берингии, можно назвать следующие: 1) Pacific Basin Biogeography. Ed. J. L. Gressitt, 1963. Bishop Museum Press; 2) Северный Ледовитый океан и его побережье в Кайнозое. Под ред. А. И. Толмачева, 1970. Гидрометеоиздат, Л.

Однако недостатком большинства работ биогеографов, касающихся вопросов миграций через Берингию, является то, что в своих палеогеографических реконструкциях ландшафтно-климатических условий на Берингийской суше, а также в решении вопроса о времени существования суши и о ее протяженности авторы этих работ использовали в основном лишь доступный им материал по своей специальности. Между тем грамотные палеогеографические реконструкции немыслимы без привлечения и перекрестного сопоставления данных многих дисциплин. Последнее представляет собою трудновыполнимую, а скорее всего непосильную задачу для одного человека вследствие распыленности необходимой литературы на страницах многочисленных периодических и непериодических изданий по разным специальностям, выходящих на многих языках. Поэтому палеогеографические реконструкции биогеографов, касающиеся Берингии, всегда грешили тем, что твердо установленные положения, хорошо доказуемые фактами, лежащими в пределах компетенции самого исследователя, как правило, сочетались с обилием гипотетических, спекулятивных построений, парадоксальных с точки зрения данных других дисциплин. Так, орнитолог Л. А. Портенко, основываясь на том, что эндемичными для района Берингова пролива среди птиц являются лишь обитатели морских побережий, приходит к отрицанию существования непрерывной Берингийской суши. Вместо последней, по его мнению, имелся лишь архипелаг островов. Ошибочность данной точки зрения станет очевидной, как только мы примем во внимание совокупность данных по большинству других дисциплин.

Многие флористы и фаунисты приписывают Берингии гористый или горный рельеф. Это предположение, в свете изучения топографии дна пролива и соседних мелководных частей Берингова и Чукотского морей, представляется невероятным в отношении ныне затопленной части Берингии (по крайней мере для большей части кайнозоя)

[1] В книге «The Bering Land Bridge» (Hopkins, Introduction, p. 3) автором термина «Берингия» неправильно назван Эрик Хультен (Hultèn, 1937).

Существенным изъяном палеогеографических реконструкций большинства биогеографов в отношении области Берингова пролива и соседних территорий и акваторий является слабое знакомство их с геологическими, палеонтологическими, геоморфологическими, геофизическими данными, касающимися района их исторических построений. Между тем с начала XX в. накапливался геологический и палеонтологический материал по этой области; впервые он был сведен Адольфом Кнопфом (1910 г.). Однако, как показывает знакомство со многими работами этого направления, геологические материалы больше говорят об эпохах морских трансгрессий, характеризующихся усиленным осадконакоплением, нежели об эпохах регрессии моря, когда доминировали процессы размыва и сноса осадков; но ведь как раз с последними эпохами и было связано существование Берингии. Поэтому для полной и надежной реконструкции истории области Берингии необходим синтез данных геологии и биогеографии.

Первый опыт подобного синтеза был предпринят в 1959 г.[1] Дэвидом Хопкинсом, американским геологом, более четверти века занимающимся изучением геологической истории Аляски и соседних с ней акваторий. Осознав с самого начала своей работы на Аляске, что фундаментальное изучение проблемы берингийской суши мыслимо только как интернациональное предприятие, осуществимое силами представителей многих наук, Хопкинс поставил своей целью наладить сотрудничество ученых разных специальностей из разных стран, исследователей азиатского и американского побережий Берингова пролива.

В начале сентября 1965 г., во время VII конгресса Международной ассоциации изучения четвертичного периода (INQUA), в г. Боулдер (шт. Колорадо, США) состоялся организованный Хопкинсом однодневный симпозиум по проблеме «Позднекайнозойская история и условия среды Берингийского моста суши». Большинство докладов, сделанных на симпозиуме, а также ряд дополнительных работ по той же проблеме опубликованы в книге «Берингийский мост суши», представляющей собой уникальную подборку палеогеографических материалов по Берингии из самых разных областей науки. 8 статей из 23, включенных в сборник, написаны советскими авторами. Пожалуй, слабее других разделов в сборнике отражены материалы по современным флорам и фаунам, однако эти материалы хорошо представлены в двух упоминавшихся выше сборниках и в многочисленных других публикациях; очень важный и представительный раздел составляют работы по палеобиогеографии.

По своей компановке сборник «Берингийский мост суши» исключительно цельный и разносторонний; фактически он является палеогеографической энциклопедией по позднекайнозойской истории Берингии. Отныне для палеогеографических построений, связанных с Берингией, создана надежная опора из положений, твердо установленных на основе перекрестных свидетельств многих наук, надежно доказанных классическими и новыми методами. Ни один из исследователей истории Берингии с этими теоретическими положениями не может не считаться. К сожалению, книга «Берингийский мост суши», содержащая столь ценные материалы для флористов, ботаникогеографов, палеоботаников, отсутствует во всех ботанических библиотеках СССР и, по существу, почти недоступна большинству наших ботаников. Поэтому перевод книги на русский язык и издание ее в СССР, а также подробное ее реферирование представляют в высшей степени актуальную задачу.

Ниже я подробно остановлюсь на содержании заключительной — итоговой статьи книги (стр. 451—484), написанной Хопкинсом[2] и представляющей результат осмысления одним лицом разнообразных материалов по морской и наземной геологии, палеоботанике, палеонтологии и палеобиогеографии морских и наземных животных, флористике, археологии и антропологии, имеющих отношение к проблеме Берингии; в этой главе Хопкинсом дан палеогеографический синтез в полном смысле этого слова. При написании работы Хопкинс использовал также многие новые данные, не нашедшие отражения на страницах помещенных в книге специальных работ. На основе синтеза разносторонних данных он делает целый ряд оригинальных важных обобщений по истории Берингии. К числу таких обобщений относится предложенное им остроумное объяснение причины практически односторонних (только из Азии в Америку) миграций через Берингию в позднем плейстоцене крупных млекопитающих, соображения о природе тундростепных ландшафтов на территории Берингии и др. В целом работа представляет собой выдающееся исследование в области позднекайнозойской палеогеографии.

Большинство положений, высказанных в реферируемой ниже работе, хорошо обоснованы и не требуют специальных комментариев. Хотелось бы только отметить, что Хопкинс, как и большинство других американских исследователей, безоговорочно разделяет гипотезу о гляциоэвстатической[3] природе колебания уровня моря

---

[1] Hopkins D. M. (1959). Cenozoic history of the Bering Land Bridge. Science, № 129.

[2] Кроме заключительной статьи, Хопкинсом написаны также «Предисловие» (стр. VII—IX), «Введение» (стр. 1—6) и статья «Четвертичные морские трансгрессии на Аляске» (стр. 47—90).

[3] Гляциоэвстатическими называют колебания уровня мирового океана, связанные с динамикой общего количества материкового льда в эпохи оледенения и межледниковья.

в области Берингии, по крайней мере для четвертичного времени. Выводом из этой гипотезы является тезис о совпадении периодов существования Берингийского перешейка с эпохами общеземного похолодания, а периодов образования Берингова пролива — с эпохами потепления. Эта концепция принимается не всеми геологами. Так, в статье О. М. Петрова, опубликованной в той же книге, подчеркнуто, что наибольшие абсолютные отметки высоты морских террас на Чукотке и на Аляске резко не совпадают (на Чукотке — до 160 м над ур. м., на Аляске — до 36 м); из этого обоснованно делается вывод о том, что, по крайней мере некоторые трансгрессии и регрессии моря в области Берингии были вызваны тектоническими причинами и могли иметь место как в холодные, так и в теплые эпохи.

На протяжении третичного периода, вплоть до позднего миоцена, Азии и Америка были непрерывно соединены в области Берингии (в раннем палеогене, вероятно, имело место и североатлантическое или трансарктическое соединение Америки и Евразии и расчленение севера Евразии эпиконтинентальным морским бассейном к востоку от Урала). На большем протяжении Берингийской суши (исключая область Алеут, Южной Аляски, Камчатки) господствовала обстановка относительного тектонического покоя, во время которого сформировался сглаженный рельеф денудационного плато, характеризующий Чукотско-Берингийскую платформу (шельфовая область и некоторые смежные районы Аляски и Чукотки); на равнинах, по крайней мере с позднего олигоцена, господствовали богатые неморальные комплексы (типа Сэлдовийского) со значительной типовой и видовой общностью состава на пространстве от Японии до Орегона. Общность в составе наземных флор и фаун контрастировала с разобщением морских фаун (моллюски; млекопитающие — морские львы, предки моржей — в Тихом океане, настоящие тюлени — в Атлантическом), причем морские фаунистические комплексы северного и южного побережий Берингии не имели общих видов (у северного отмечаются виды атлантического происхождения).

В позднем миоцене (с 10 до 12 млн лет назад) отмечается первый цикл обмена между морскими фаунами обоих океанов; в эту эпоху наземные фауны Америки (Кларендонская) и Евразии развиваются вполне независимо одна от другой; на северных побережьях Берингова моря устанавливается господство разнообразных темнохвойных пород (с примесью некоторых неморальных листопадных), причем состав их на обоих побережьях резко неодинаков. Соединение Арктического океана с Тихим осуществлялось узким и длинным проливом в зоне тектонического погружения; побережье единого континента Евразии достигало северной оконечности Северной Земли (ныне — архипелага), побережье Северной Америки — полярной оконечности земли Пири и о. Элсмира (пролив, отделяющий острова Канадского архипелага от современного материка, образовался в позднем плиоцене).

На протяжении большей части плиоцена (с 10 до 4 млн лет назад) Берингийское соединение восстанавливается, что ясно доказывается интентивным обменом между наземными фаунами Северной Америки (Хемфильской) и Евразии; почти полное отсутствие видов хвойных, общих между богатыми таежными лесами приберингийских районов Азии и Америки в ту эпоху, истолковывается как доказательство широкого распространения на низменностях Берингии слабо облесенных болот в сочетании с долинными березняками, осинниками, ольховниками и ивняками; миграция в эту эпоху через Берингию таких лесных животных, как бобр и «летающая белка», говорит о хотя бы частичной облесенности страны.

В самом конце плиоцена,[1] с 4 до 3.5 млн лет назад, появление многочисленных моллюсков тихоокеанского происхождения в Северной Атлантике и диагностического плиоценового моллюска Fortipecten hallae у северного и южного побережий Аляски говорит о восстановлении пролива. Поскольку доступ тихоокеанским видам в Атлантическо-Арктический бассейн был открыт уже в позднем миоцене, столь мощный приток относительно тепловодных тихоокеанских видов в позднем плиоцене в северную Атлантику объясняется образованием сравнительно низкоширотного пролива в области Канадского архипелага. Резкое преобладание миграций из Тихого океана над миграциями в противоположном направлении можно объяснить тем, что все разнообразие экологических ниш в северной части Тихого океана было заполнено представителями более богатой (и древней) фауны этого океана, чего нельзя сказать про Арктический океан (отсутствие конкуренции с тихоокеанскими видами до открытия Берингова пролива и, как следствие, более низкая адаптация); предполагается, что уже в плиоцене фауна Арктической акватории была преимущественно «тихоокеанской» по составу.

В четвертичное время (по зарубежной шкале в течение последних 3 млн лет) оледенение полярных областей и высокогорий с его периодическими пульсациями привело к неоднократным и резким изменениям соотношения суши и моря в Берингии; уровень моря не менее 6 раз поднимался достаточно высоко для восста-

---

[1] Здесь и ниже названия подразделений позднего кайнозоя даны согласно зарубежной стратиграфической шкале, по которой началом четвертичного периода считается время 3.5 млн лет назад (согласно шкале, принятой в СССР, длительность четвертичного периода — 700 тыс. лет).

новления Берингова пролива; не менее 8 циклов интенсивного роста ледников вызывали обратное изменение уровня моря. Однако для восстановления соединения обоих континентов необходимо понижение уровня океана по крайней мере на 46 м (узкое южное соединение через о. Св. Лаврентия); понижение на 50 м приводит к образованию второго «моста» в области собственно Берингова пролива; понижение на 100 м обнажает почти всю Берингийско-Чукотскую платформу. Столь значительное осушение имело место по крайней мере в период Рисского (Иллинойс) и Вюрмского (Висконсин) оледенений, в первом случае до абсолютной отметки —135—165 м, во втором — до —115—135 м в раннюю и —120 м в позднюю фазы оледенений, разделенные трансгрессией моря. Меньше данных имеется относительно ранне- и среднечетвертичных регрессий моря, однако палеонтологические данные говорят о двукратном соединении в дорисский интервал. Динамика уровня моря в поздневюрмскую и голоценовую эпохи для Берингии выяснены достаточно детально; она отражена также серией ныне затопленных береговых линий на отметках —38 м, —20—25 м, —15 м и —10 м (соответственно 14 тыс., 12 тыс. и между 10 и 4.5 тыс. лет назад); вслед за поднятием уровня моря до этих отметок предполагается его непродолжительное опускание до отметок —50 м (13 тыс. лет назад), —50 м (11 тыс.) и —40 м (8 тыс. лет назад).

Если для южной Аляски установлено несколько оледенений, предшествовавших Иллинойсу, то для собственно Берингии можно говорить об одном (максимум двух) ранних оледенениях (номском, пинакульском); питаясь осадками, приносимыми со стороны Тихого океана, ледники более интенсивно растекались к юго-западу и более ограниченно — к северу; обширные пространства низких плато и равнин оставались свободными от льда. Очагами оледенения являлись высокие южные хребты (Аляскинский, Береговой, горы Врангеля), хр. Брукса и отчасти невысокие поднятия западной Аляски. На протяжении эпохи Иллинойского похолодания (175—100 тыс. лет назад) смыкание Кордильерского и Лаврентийского ледниковых щитов изолировало неоледеневавшие районы Аляски от таковых в более южной части материка; из-за крестовской трансгрессии обмен с Азией мог происходить лишь через область полярного шельфа. В эпоху Висконсина внутренние и северные районы Аляски являлись биогеографической провинцией Азии, соединение с которой было достаточно продолжительным (с интервалом между 35 и 25 тыс. лет назад) и широким. Совпадения во времени берингийского соединения и открытого перехода из Аляски в южные районы Америки можно ожидать для начальных отрезков ледниковых эпох (смыкание двух ледниковых щитов наступало позднее осушения берингийского шельфа).

Таежные леса приберингийской Северной Америки свой современный облик приобрели после Иллинойса; до Иллинойса на территориях вплоть до п-ва Сьюард и хр. Брукса на севере в их составе удерживались *Chamaecyparis* sp. и *Pseudotsuga* sp., возможно, 2 вида *Tsuga*. Среди форм, мигрировавших через Берингию в раннем и среднем плейстоцене, еще были лесные животные; первые явно тундровые спорово-пыльцевые спектры появляются в среднем плейстоцене (Пинакульская свита Петрова); в синхронных отложениях обнаружены следы мерзлотных клиньев не только на Чукотке, но и у южного края Берингийской суши (Прибыловы острова). Небольшие островки обедненной таежной растительности могли пережить даже последние ледниковые эпохи во внутренних районах Аляски (долины р. Юкон, р. Танана), когда снеговая линия снижалась на 400—500 м (Иллинойс) и не менее 300 м (Висконсин).

В эпохи максимального похолодания (Иллинойс, Висконсин) во внутренних районах Берингии резко сокращалась роль кустарниковой растительности и усиливалась роль ксерофитов (включая многочисленные травы, виды *Artemisia*, *Selaginella sibirica*); оледенение высоких хребтов тихоокеанского побережья усиливало эффект дождевой тени. Сходство со степными ландшафтами подчеркивается находками на Аляске костей сайги и яка и преобладанием (85—95%) в составе ископаемых находок костей облигатно-травоядных млекопитающих — лошади, бизона и мамонта. Широкому распространению травянистых сообществ благоприятствовали не только сухость климата, но и летние пожары (следствие той же сухости), интенсивный выпас травоядных копытных, перевевание песков, отложение лёсса.

Межледниковья характеризовались экспансией лесной и болотной растительности, понижением уровня мерзлоты. Для западной Аляски показано, что наибольшая экспансия лесов (и таких спутников леса, как бобр) в голоцене имела место не в период максимального общеземного потепления (4—6 тыс. лет назад), а в раннем голоцене (10—8.3 тыс. лет назад), когда береговая линия находилась еще далеко в области шельфа, что усиливало эффект планетарного потепления климата.

Практически односторонние миграции в позднем плейстоцене из Азии в Америку можно объяснить тем, что установление широкого Берингийского соединения с Азией, как правило, совпадало по времени с образованием ледникового барьера к востоку и юго-востоку от неоледеневавшего сектора Аляски; поэтому автохтонные обитатели открытых аридных пространств самого континента Северной Америки получали доступ на Аляску лишь в межледниковье, т. е. в эпохи затопления «моста суши». Резкое и одностороннее обеднение состава крупных млекопитающих в Берингии и других северных районах на рубеже плейстоцена и голоцена можно объяснить не только сужением пищевой базы из-за потепления и увлажнения

климата, расширения площади болот и лесов за счет открытых травянистых пространств, но и истреблением животных племенами охотников, численность которых находилась в равновесии с высокой численностью травоядных животных в тундростепных ландшфтах позднего плейстоцена.

Недавние находки древних стоянок индейцев, датируемые временем 25—35 тыс. лет (Саскачеван) и 24 тыс. лет назад (Мексика), подтверждают точку зрения Мюллер-Бека о времени первичного заселения Америки человеком. Потомки первых племен, проникших в Америку, очевидно, продолжали населять Берингийскую сушу до ее затопления; будучи изолированы ледниковым барьером от племен, проникших в глубь континента, эта северная ветвь индейцев (предки группы индейцев Атабаски) восприняла некоторые ориньякоидные традиции. Что же касается берингийских монголоидов, то коль скоро отсутствуют археологические находки их поселений, более древние, чем возраста 8—8.4 тыс. лет назад, наиболее вероятным остается их более позднее проникновение в Америку — морем, через южную часть Берингова пролива — о. Св. Лаврентия (и оттуда на восточные, а затем и западные Алеуты).

Реферируемая статья является и содержательным, концентрированным обзором основных материалов, опубликованных в книге, и в то же время дальнейшим развитием этих материалов и концепций. Наличие подобного синтеза, осуществленного одним лицом, сумевшим соединить подходы и взгляды специалистов разного профиля и осмыслить их материалы, выгодно отличает данную книгу от многих сборников аналогичного профиля и, по существу, превращает ее в цельную по композиции коллективную монографию, выполненную на вполне современном научном уровне. Без преувеличения можно сказать, что выход в свет рецензируемой книги положил начало новому периоду в изучении истории Берингии и сделал «берингиологию» (термин Д. М. Хопкинса) одним из передовых разделов палеогеографии кайнозоя.

Б. А. Юрцев.

Ботанический институт
Академии наук СССР
им. В. Л. Комарова,
Ленинград.

(Получено 16 II 1971).

August 1971

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

Адрес Редакции Ботанического журнала: 199164. Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. Редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *А. А. Гинзбург, А. Х. Салтанаева* и *Е. В. Шестакова*

Сдано в набор 13/V 1971 г. Подписано к печати 13/VIII 1971 г. Формат бумаги 70×108/16.
Печ. л. 10½+2 вкл. (¼ печ. л.) = 15.05. усл. печ. л. Уч.-изд. л. 17.13. Тип. зак. 288. М-27493.
Тираж 2544.

1-я тип. издательства «Наука». 199034. Ленинград, 9 лин., д. 12

1 р. 50 к. Индекс 70056

СОДЕРЖАНИЕ
